Nachlaß von Prof. N. Malta
579

Vergleichende Untersuchungen über die Entwick[illegible] der Blattnervatur der Araceen.

Von P. Ottmar Ertl. (†)

Mit 123 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	116
A. Entwicklung der Nervatur	118
I. Typen mit wesentlich paralleler oder bogiger Blattnervatur	118
Acorus	118
Gymnostachys	120
Aglaonema	120
Philodendron	125
oxycardium S. 125, pinnatifidum S. 128, Corsonianum S. 130, triumphans S. 131.	
Zantedeschia	133
Typhonodorum	139
Peltandra	141
Calla	142
Orontium	144
Symplocarpus	147
Lysichiton	150
Stenospermatium	151
Spathiphyllum	151
Cryptocoryne	154
Ambrosinia	157
II. Typen mit wesentlich netzförmiger, dikotylenähnlicher Blattnervatur	158
Anthurium	158
ellipticum S. 159, Martianum S. 163, Grusonii S. 165, macrolobium S. 167, podophyllum S. 169, Veitchii S. 169, digitatum S. 170.	
Zamioculcas	172
Gonatopus	173
Cyrtosperma	174
Lasia	175
Spathicarpa	180
Arum	182
Typhonium	186
Helicodiceros	186
Pinellia	190
Arisaema	193
Sauromatum	194
Amorphophallus	196
Anchomanes	197
Pistia	199
III. Zwischenformen	204
Pothos	204
Raphidophora	208
decursiva S. 208, celatocaulis S. 212.	
Monstera	217
acuminata S. 217, deliciosa S. 218.	
Caladium	222
A. locasia, Colocasia	225
Xanthosoma	229
Syngonium	234
Ariopsis	236
B. I. Bedeutung der inversen Leitbündel	236
II. Nervenüberkreuzungen	238
C. Übergänge. Beziehungen der Nervatur zur Systematik	241
Zusammenfassung	245
Literaturverzeichnis	248

Einleitung.

Es ist bekannt, daß die Blätter der Araceen die mannigfaltigsten Formen aufweisen, die von der der übrigen Monokotylen häufig sehr stark abweichen. Ebenso ist die Blattnervatur oft erheblich verschieden von der streifigen oder bogigen Nervatur der typischen Monokotylenblätter und nähert sich äußerlich sehr dem Typ der Dikotylennervatur. Trotzdem ist über die Entstehung dieser Nervatur bei den Araceenblättern noch wenig bekannt. Goebel und Deinega haben die Ansicht vertreten, daß die Anordnung der Blattnerven bei den Araceen sich von der typischen monokotylen Nervatur ableiten lasse. Deinega stellte in einer Arbeit auch Untersuchungen an über die Anlage der Gefäßbündel bei einigen Araceen, aber er führt das Zustandekommen der den Araceen eigentümlichen Nervatur nicht durch. Ebenso geht Goebel nicht näher darauf ein. Die Entwicklungsgeschichte der Araceenblätter wurde von Trécul in einer seiner Arbeiten kurz berührt; die Entstehung der Nervatur hat er jedoch nicht behandelt. In den zahlreichen kleineren und größeren Abhandlungen von A. Engler, die sich hauptsächlich mit der Systematik der Araceen befassen, finden sich nur Angaben über die Nervatur der bereits ausgebildeten Blätter. Auch W. Schuster zieht in einer Untersuchung: „Zur Kenntnis der Aderung des Monokotylenblattes" einige Araceen heran, doch er beschäftigt sich nur mit der feineren Nervatur.

Aufgabe der vorliegenden Untersuchungen ist es, vergleichend und entwicklungsgeschichtlich das Zustandekommen der Nervatur bei den verschiedensten Arten zu verfolgen. Dabei wurden überall, wo es möglich war, die Primärblätter der Keimpflanzen herangezogen. Da aber die Beschaffung der Keimpflanzen vielfach große Schwierigkeiten bereitete (es waren keine Samen zu bekommen oder die Samen konnten nicht zum Auskeimen gebracht werden), so wurden oft die ersten Blätter von Seitensprossen verwendet, die ebenfalls einfache Formen zeigen und erfahrungsgemäß oft den Primärblättern der Keimpflanzen gleichen (z. B. Pinellia, Alocasia).

Die jungen Entwicklungsstadien der Blätter wurden gewöhnlich zuerst in 70% Alkohol gelegt, nachher mit Kalilauge behandelt und dann meist mit kleinen Pinseln auseinandergebreitet. Ältere und ausgewachsene Blätter mußten erst durchsichtig gemacht werden. Zu dem Zweck wurden sie längere Zeit in 70% Alkohol und dann je nach Notwendigkeit bis zu mehreren Tagen in 10% Kalilauge gelegt. In den meisten Fällen genügte das. Öfters wurde mit Chloralhydrat auf-

gehellt und manchmal führte vorsichtige Anwendung von Javellescher Lauge zum Ziel. In einigen Fällen erwies es sich als notwendig, zuerst durch vorsichtiges Kochen in Kalilauge die Epidermis zu entfernen. Darauffolgendes Evakuieren unter der Luftpumpe erleichterte die glatte Ablösung. Außerdem wurden auch Mikrotom- und besonders Handschnitte zur Untersuchung verwendet.

Schließlich ist noch einiges über die Terminologie zu sagen. Im folgenden werden gewöhnlich die Bezeichnungen Leitbündel oder Gefäßbündel, Nerven, Rippen gebraucht. Der Begriff Leitbündel (Gefäßbündel) ist ohne weiteres klar. Das Wesentliche dabei sind die Leitungselemente: Holzteil und Siebteil, die gewöhnlich gemeinsam verlaufen. Beim Blatt wird häufig für die Leitbündel die Bezeichnung Nerv gebraucht. Die größeren Blattnerven springen auf der Blattunterseite mehr oder weniger hervor (manchmal auch auf der Blattoberseite) und geben sich so auch auf der Oberfläche des Blattgewebes kund. Das Hervorspringen ist hauptsächlich dadurch bedingt, daß die einzelnen Elemente in größerer Zahl ausgebildet sind und zudem das Leitbündel oft von eigenem Festigungsgewebe begleitet ist. Wenn außerdem auch noch das umgebende Blattgewebe stark entwickelt ist, so daß diese Partie bedeutend dicker ist als das übrige Blattgewebe, dann wird von Rippen gesprochen. Die Rippen enthalten gewöhnlich mehrere Leitbündel, in manchen Fällen eine sehr große Zahl. Die Mittelrippe ist die Fortsetzung des Blattstiels und wird nach der Spitze zu immer schwächer, bis nur noch ein einziges Leitbündel, der Mittelnerv, übrigbleibt. Ebenso verhalten sich die Seitenrippen, die von der Mittelrippe abzweigen. Zwischen Leitbündel, Nerv und Rippe läßt sich keine scharfe Grenze ziehen.

Längsnerven sind diejenigen Nerven, die von der Basis des Blattes aus entweder direkt nach der Spitze zu verlaufen oder am Blattrande einen sympodialen Randnerv bilden, der seinerseits zur Spitze geht. Unter den Längsnerven lassen sich primäre oder Nerven erster Ordnung, sekundäre oder Nerven zweiter Ordnung, Nerven dritter usw. Ordnung unterscheiden.

Im folgenden sind die untersuchten Formen in drei Gruppen dargestellt, die sich allerdings nicht scharf gegeneinander abgrenzen lassen. In der I. Gruppe werden die Arten mit paralleler oder bogiger Nervatur behandelt, in der II. Gruppe die Formen mit komplizierter Netznervatur und in einer III. Gruppe sind als Zwischenformen solche zusammengestellt, die eine Mittelstellung einnehmen.

Untersuchungsergebnisse.

A. Entwicklung der Nervatur.

I. Typen mit wesentlich paralleler oder bogiger Blattnervatur.

Acorus.

In Betracht kommen hier zwei Arten: A. calamus L. und A. gramineus Soland. Das Blatt ist bei beiden schwertförmig. Die Nervatur ist einfach monokotyl. Die Blattentwicklung vollzieht sich bei A. calamus in der gleichen Weise, wie sie von Goebel und Deinega für das Irisblatt geschildert wurde. Das Blatt wird am Vegetationspunkt als Höcker angelegt, der sich allmählich nach beiden Seiten ausdehnt und mit zunehmendem Wachstum um den Vegetationspunkt herumgreift. Der auf diese Weise entstehende Wall ist am stärksten in der Mitte entwickelt, wo zuerst der Höcker erschienen ist. Hier befindet sich der Scheitel der Blattanlage, der sich noch nicht von dem bei anderen Arten unterscheidet. Aber dann beginnt wie bei Iris eine Zone am Rücken des Primordialblattes stärker zu wachsen. Durch dieses ungleichmäßige Wachstum wird nach und nach die Spitze des Primordialblattes über den Vegetationspunkt hinübergeschoben und auf dem Rücken der jungen Anlage, aus dem sich die schwertförmige Blattspreite entwickelt, entsteht eine neue sekundäre Blattspitze. Diese wird alsbald zu einer mächtigen Vorläuferspitze ausgebildet, die sich aus der Blattscheide des nächstälteren Blattes herausstreckt (Fig. 1a).

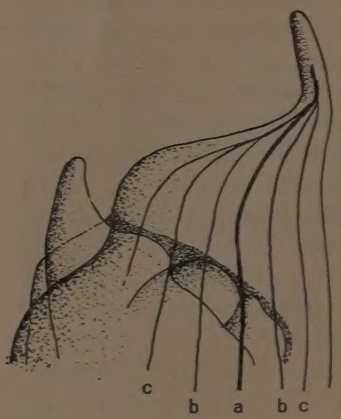


Fig. 1a. Acorus calamus. Vegetationspunkt mit Blattanlagen in drei verschiedenen Stadien. *a*, *b*, *c*: Anlagen der ersten Gefäßbündel. Vergr. 60.

Diesen Wachstumsverhältnissen entspricht auch die Anlage der Gefäßbündel. Sie bilden sich zuerst dort, wo das Wachstum am stärksten ist. Daher erscheint nicht wie im gewöhnlichen Fall zuerst ein medianes Leitbündel, sondern es treten zwei seitliche Bündel (*a*) auf, je eines auf beiden Seiten; sie werden zur Vorläuferspitze hin abgelenkt, in die sie eintreten. Die nächsten Leitbündel entwickeln sich links und rechts von diesen zuerst angelegten, und zwar um so früher, je näher sie bei

diesen, also bei der Zone stärksten Wachstums stehen (Fig. 1 a, b und c). Diejenigen Gefäßbündel, die der Vorderseite, also der Öffnung der Blattscheide zu sich befinden, verlaufen zuerst ziemlich parallel in die Blattspreite hinauf. An der oberen Kante biegen sie um und verlaufen dem Rand entlang. Dort münden die jüngeren Leitbündel jeweils in die älteren ein und gehen so als Kollektivnerv zur Spitze. Im Verlauf des weiteren Blattwachstums strecken sich die Gefäßbündel immer mehr (Fig. 1 b), so daß sie im ausgewachsenen Blatt fast vollkommen parallel gerichtet sind. Ganz ebenso verhalten sich diejenigen Leitbündel, die von den zuerst angelegten an nach der Rückenkante zu sich bilden, nur daß diese der Blattform entsprechend schon von Anfang an ziemlich gerade gestreckt sind (Fig. 1 a). Auf diese Weise entstehen auf jeder Seite des Blattes, abgesehen vom Mediannerv, etwa 7—8 Leitbündel. Aus der Blattscheide gehen sie von beiden Seiten her geradlinig in die Blattspreite über. Da aber diese nach oben zu immer dünner wird und auch die die Zone stärksten Wachstums anzeigende „Pseudo-Mittelrippe" (Fig. 2) nach oben zu mehr und mehr verschwindet, haben sie nicht mehr genügend Raum, um einander gegenüber zu verlaufen. Daher ordnen sie sich in der Blattlamina zwischeneinander ein, so daß auf dem Querschnitt immer abwechselnd das eine Gefäßbündel nach links, das andere nach rechts orientiert erscheint.

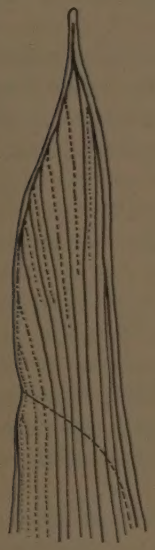


Fig. 1 b. Acorus calamus. Junges Blatt. Ausgezogene Linien: Differenzierte Nerven; gestrichelt: Nervenanlagen. Vergr. 7,5.

Fig. 2. Acorus calamus. Querschnitt durch die Blattspreite. *M. B.*: Medianes Leitbündel. Vergr. 6.

In dem Maße, als das Blatt an Größe zunimmt und der Abstand zwischen den primären Nerven größer wird, entstehen zwischen ihnen neue Leitbündel zweiter Ordnung. Sie laufen den ersten parallel und sind kleiner als diese. Sie gehen auch nicht bis zur Spitze, sondern münden schon vorher in einem Bogen in die primären Leitbündel ein. Bei weiterer Größenzunahme des Blattes schalten sich dazwischen nochmal

Leitbündel dritter Ordnung ein. Sie sind wieder kleiner als die Bündel zweiter Ordnung und münden in noch größerer Entfernung von der Blattspitze in die benachbarten älteren Bündel ein. In ganz gleicher Weise treten dann noch Leitbündel vierter und fünfter Ordnung auf. So ergibt sich auf dem Querschnitt ein Bild, wie es Fig. 3 zeigt. Die frühere oder spätere Entstehung der einzelnen Bündel läßt sich genau feststellen an den Größenverhältnissen.

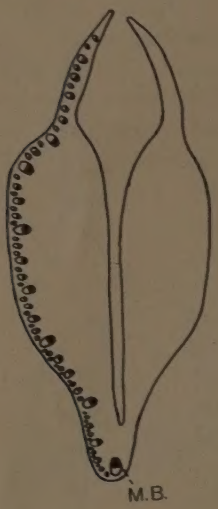


Fig. 3. Acorus calamus. Querschnitt durch die Blattscheide. *M.B.*: Medianes Leitbündel. Vergr. 4,5.

Alle diese Bündel verlaufen parallel zueinander und sind nur durch einfache rechtwinklige oder meist schräg gestellte Anastomosen verbunden. Auf solche Weise entsteht bei Acorus calamus eine Blattnervatur, die mit derjenigen der meisten übrigen monokotylen Pflanzen völlig übereinstimmt. Auch die Nervatur von A. gramineus weicht davon nicht ab.

Gymnostachys.

Von dem nahe verwandten Gymnostachys anceps R. Br. stand mir nur spärliches Herbarmaterial zur Verfügung. Danach besitzen sowohl die Basalblätter als auch die Stengelblätter die einfache Streifennervatur der Monokotylen.

Aglaonema.

Bei Aglaonema commutatum Schott differenziert sich das Primordialblatt, das den Vegetationspunkt einhüllt, in Unter- und Oberblatt (Deinega). Ersteres wird zur Blattscheide, letzteres bildet Blattstiel und Blattspreite, indem der untere Teil zunächst in die Dicke wächst, der obere in die Breite. Eine deutliche Vorläuferspitze wird hier nicht entwickelt. Die Anlage der Blattspreite wächst nun ziemlich stark, zum Teil in die Länge, vor allem aber in die Breite. Hat sie eine bestimmte Größe erreicht, dann wird ein medianes Leitbündel angelegt, das aus der Sproßachse heraus geradlinig zur Blattspitze geht (Fig. 4 *a*). Es differenziert sich frühzeitig in Holzteil und Siebteil. An dieses schließt sich dann links und rechts ein weiteres Leitbündel an (*b*). Diese beiden laufen dem ersten parallel, aber etwa in der Mitte der Blattspreite biegen sie plötzlich sehr stark nach der Seite aus und gehen dann in flachem Bogen zur Spitze (Fig. 4). Dieses plötzliche, fast rechtwinklige Abbiegen ist eine Folge des Breitenwachstums, das von der Spitze aus nach unten fortschreitet und zur Zeit der Ent-

stehung dieser beiden Leitbündel gerade an der Stelle am stärksten ist. Weiter nach außen folgt dann beiderseits ein drittes, viertes und fünftes Leitbündel (*c*, *d*, *e*), von welchen jedes später erscheint als das nächstinnere. Jedes folgende biegt weiter unten bereits aus der Blattspreite heraus als die vorausgehenden, ein Zeichen, daß das Breitenwachstum der Spreite bereits weiter nach unten fortgeschritten war, als es angelegt wurde. Diese primären Leitbündel gehen im Bogen dem Rand entlang zur Spitze, wobei sie allmählich ineinander übergehen. Die jüngsten primären Leitbündel, die auch nicht mehr so kräftig wie die anderen ausgebildet sind, verschmelzen schon im unteren und mittleren Teil der Blattspreite an deren Rand mit den nächstälteren. Die volle Differenzierung der primären Leitbündel erfolgt in der gleichen Reihenfolge wie die erste Anlage von innen nach außen und von unten nach oben, der Blattspitze zu.

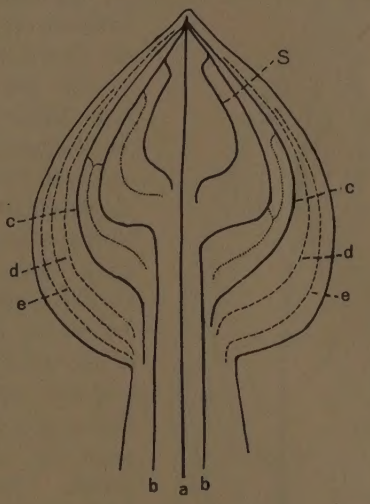


Fig. 4. Aglaonema commutatum. Junges Blatt. Gestrichelt: Anlagen der jüngeren Primärnerven. Punktiert: Anlagen der Sekundärnerven. *a*, *b*, *c*, *d*, *e* = Primärnerven. *S* = erster Sekundärnerv. Vergr. 18.

Zwischen dem Medianbündel *a* und dem Bogen des ersten primären Längsnervs *b*, die einen größeren Zwischenraum zwischen sich lassen als die übrigen Primärnerven, ist schon sehr früh, gleichzeitig mit den jüngeren Primärnerven, ein sekundäres Leitbündel aufgetreten („Längszwischennerv" nach Schuster) (Fig. 4 *s*). Dieses sekundäre Leitbündel ist ebenso kräftig wie die primären und unterscheidet sich von diesen außer durch sein späteres Auftreten nur dadurch, daß es nicht bis zur Spitze geht, sondern schon vorher umbiegt und in das nächste Leitbündel erster Ordnung mündet. Der Raum zwischen den primären Längsnerven wird dann auch im übrigen Blatt durch solche zweiter Ordnung geteilt. Sie entstehen, wenn die ersten infolge des Wachstums der Blattspreite einen gewissen Abstand voneinander erreicht haben und verlaufen in der Mitte zwischen ihnen. So werden die von den Primärnerven begrenzten Felder in zwei ungefähr gleich große Hälften geteilt. Aber sie gehen nicht bis zur Spitze des Blattes, sondern biegen

in der Nähe des Randes, wo der Zwischenraum immer kleiner wird, um und gehen annähernd rechtwinklig in den nächstäußeren Primärnerv über. Gleichzeitig beginnt von der Spitze her die Bildung von Queranastomosen. Sie entstehen in ziemlich regelmäßigen Abständen voneinander und sind im allgemeinen ungefähr rechtwinklig zu den Längsnerven. Nicht selten werden sie allerdings ein kleines Stück weit in die Längsrichtung abgelenkt und haben dann einen S-förmigen Verlauf. Dieser Prozeß schreitet basalwärts fort bis zur Einmündung der Nerven zweiter Ordnung und dann weiter nach unten. Unterdessen werden die Felder zwischen den Nerven erster und zweiter Ordnung geteilt durch Längsnerven dritter Ordnung. Sie verhalten sich genau wie die Nerven zweiter Ordnung, münden aber noch weiter von der Spitze und vom Rand entfernt als letztere in die benachbarten Längsnerven. Das wiederholt sich noch ein paarmal, bis zu Längsnerven fünfter und sechster Ordnung, und der Zwischenraum wird stets wieder durch Querverbindungen geteilt. Erst bei den Längsnerven der letzten Ordnung werden auch die Anastomosen seltener. Die Reihenfolge in der Bildung der Längsnerven ist die gleiche wie bei den Primärnerven. Da aber nach der Basis der Spreite zu das Flächenwachstum allmählich nachläßt, gelangen dort die höheren Ordnungen auch nicht mehr zur Ausbildung. Inzwischen wächst das Blatt noch stark in die Länge. Das fertige Blatt ist im Verhältnis zur Breite viel länger als das junge, das mehr eiförmig ist (vgl. Fig. 4 und 5). Ebenso treten die Nerven unter viel spitzerem Winkel aus der Mittelrippe in die Blattspreite hinaus als beim jungen Blatt, was auf das nachträgliche Längenwachstum zurückzuführen ist. In Übereinstimmung mit der Blattform ist der Bogen, in dem sie zur Spitze verlaufen, beim ausgewachsenen Blatt viel flacher als beim jungen.

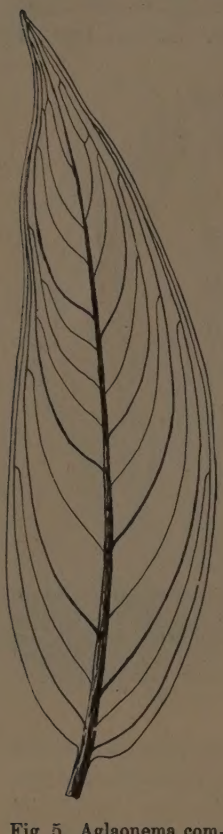


Fig. 5. Aglaonema commutatum. Übersicht über die Nervatur eines fertigen Blattes. $^2/_3$ natürl. Gr.

Die feinere Nervatur ist einfach. Außer den regelmäßigen Queranastomosen treten nur wenig feinere Leitbündel auf, die zwischen den Queranastomosen längs verlaufen (Fig. 6).

Bezüglich des Leitbündelverlaufs in Blattscheide und Blattstiel gilt das, was Deinega bei Zantedeschia aethiopica festgestellt hat: An der Basis der Blattscheide, unmittelbar nach dem Austritt aus der Sproßachse, sind sie ungefähr in einer Reihe angeordnet (Fig. 7a). Die Flügel der Blattscheide verschmälern sich nach oben und verlaufen allmählich in den Stiel. Der in Entwicklung begriffene Blattstiel zeigt

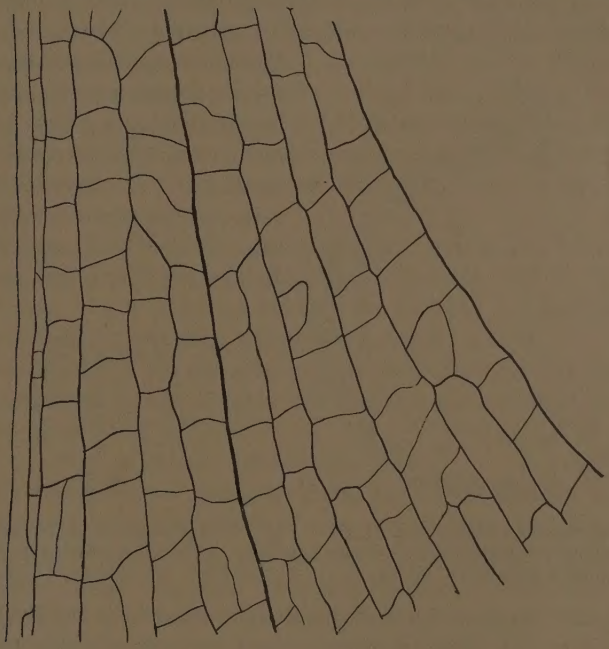


Fig. 6. Aglaonema commutatum. Feinere Nervatur. Das Ansetzen mehrerer Längsnerven höherer Ordnung ist zu sehen. Vergr. 4,5.

an seiner Oberseite starkes Dickenwachstum (vgl. Deinega). Das Meristem, das an Mikrotomschnitten deutlich zu sehen ist, erstreckt sich in den oberen Teil der Blattscheide hinunter; nach oben zu geht das Dickenwachstum in Breitenwachstum über und bedingt dadurch die Bildung der Blattspreite (während es in der Mittelrippe nach oben immer schwächer wird und sich allmählich verliert). Ein ähnliches Dickenwachstum findet auch auf der Unterseite des Blattstiels statt, es ist aber nicht so stark und kommt früher zum Stillstand. Danach richtet sich die Anordnung der Leitbündel. Bald nach dem Aus-

tritt aus der Sproßachse treten sie aus ihrer Reihe heraus und verteilen sich über den Querschnitt. Ein Teil nähert sich der Unterseite und verläuft zwischen den später sich bildenden Collenchymsträngen nach oben. Einige andere treten in das junge Gewebe auf der Oberseite, während die primären Leitbündel innerhalb der ursprünglichen Partien der Blattscheide und des Blattstiels bleiben. Am Übergang zum Blattstiel biegen sich die seitlichen Leitbündel herein nach der Oberseite des Blattstiels zu. Auf dem Querschnitt des Blattstiels sind dann die Leitbündel ungefähr in drei Halbkreisen angeordnet (Fig. 7 b). Der äußere Halbkreis besteht aus kleinen Leitbündeln, die zwischen den randlichen Collenchymsträngen verlaufen innerhalb der Zuwachszone an der Unterseite. Dieser Halbkreis schließt sich zu einem

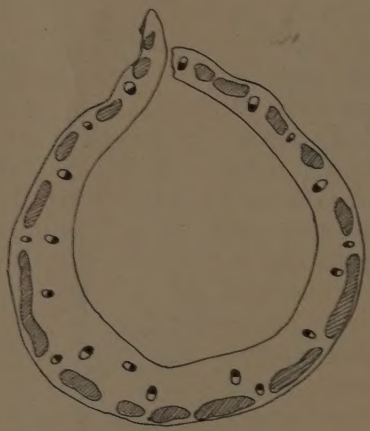


Fig. 7a. Aglaonema commutatum. Querschnitt durch die Blattscheide. Sklerenchymgewebe schraffiert. Vergr. 6.

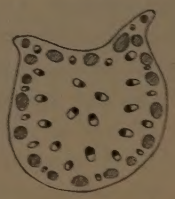


Fig. 7b. Aglaonema commutatum. Querschnitt durch den Blattstiel. Sklerenchym schraffiert. Vergr. 6.

ganzen Kreis zusammen durch die jüngsten Leitbündel, die von den Flügeln zur Oberseite des Blattstiels hereinbiegen und mit dem Holzteil nach unten bzw. zum Kreismittelpunkt orientiert sind. Nach innen zu folgt ein zweiter Halbkreis aus größeren Leitbündeln. Dies sind die primären Leitbündel, deren Verlauf in der Blattspreite oben geschildert wurde. Sie bleiben im Stiel innerhalb des ursprünglichen Gewebes. Der dritte, innere Halbkreis besteht aus einigen, etwa 4—5 größeren Leitbündeln. Sie befinden sich hauptsächlich in der Zone des stärkeren Dickenwachstums auf der Oberseite des Blattstiels.

Abgesehen von den Veränderungen beim Übergang von der Blattscheide in den Blattstiel verlaufen sie bis zur Blattspreite parallel zueinander. Es treten nur Querverbindungen auf, ähnlich wie in der Spreite, und gelegentlich eine Teilung bei einem Leitbündel des äußersten oder des inneren Halbkreises. Sämtliche Leitbündel treten in die

Mittelrippe des Blattes ein und von da biegen sie nacheinander in die Spreite hinaus, zuerst die oberen seitlichen, dann die nächstfolgenden; dagegen bleiben diejenigen, die in der unteren Hälfte der Mittelrippe liegen, am längsten in der Mitte. Auch die kleinen Bündel der Oberseite mit Orientierung nach unten gehen bald in die Spreite über unter Drehung in die normale Lage (Holzteil oben, Siebteil unten). Die Leitbündel des innersten Halbkreises geben wiederholt Zweige in die Blattspreite ab, welche Längsnerven höherer Ordnung liefern. Kleine Abzweigungen von ihnen treten auch gelegentlich an die Oberseite der Mittelrippe und verlaufen dort eine Strecke weit invers, bis sie unter Drehung in die normale Lage ebenfalls in die Spreite übergehen. Die Mittelrippe wird nach der Spitze zu immer schwächer und verschwindet schließlich ganz. Nur das mediane Leitbündel bleibt in der Mitte bis zur Blattspitze hinauf.

Bei den übrigen Arten von Aglaonema stimmt die Nervatur und ihre Entwicklung mit der eben beschriebenen überein. So z. B. A. costatum N. E. Brown, A. marantifolium Blume. Es bestehen nur geringe Unterschiede, die sich mehr oder weniger verwischen können.

Die Primärblätter stimmen in Form und Nervatur mit den Folgeblättern völlig überein. Sie unterscheiden sich von letzteren nur durch die geringere Größe.

Philodendron.

Als Beispiel einer einfachen Form sei Ph. oxycardium Schott besprochen. Das Blatt ist eiförmig oder herzförmig. Die Entwicklung der Nervatur vollzieht sich ähnlich wie bei Aglaonema (Fig. 8). Auf einem sehr frühen Stadium wird eine kräftige Vorläuferspitze ausgebildet. Dann erst beginnt die Blattspreite zu wachsen. Das Flächenwachstum der Blattspreite schreitet von der Spitze nach der Basis zu fort, hört aber bei kräftigen Sproßachsen am Grunde der Spreite noch nicht auf. Die Spreite wächst noch darüber hinaus, und so entsteht ein herzförmiger Blattgrund. Die jüngsten Primärnerven biegen hier nach rückwärts und nehmen erst dem Blattrand entlang wieder die Richtung zur Spitze. Die Differenzierung in Holz- und Siebteil schreitet fort einerseits von der Vorläuferspitze her über den Randnerv nach unten, andererseits von unten durch den Stiel zur Spitze. Im Blattstiel sind die Leitbündel wie bei Aglaonema in Halbkreisen verteilt (Fig. 9, junges Blatt). Da die Laubblätter gewöhnlich keine Blattscheide besitzen und die Basis in die Dicke gewachsen ist, stehen die Leitbündel bei ihrem Austritt aus dem Stamm nicht in einer Reihe, sondern sind schon hier wie weiter oben in mehreren Reihen angeordnet.

In ähnlich, weite gehen auch die sekundären Nerven zum Rand und münden einen Randnerv ein. Die später folgenden Längsnerven höherer Ordnung dagegen münden ähnlich wie bei Aglaonema schon innerhalb des Randes in die benachbarten Nerven. Diese Nerven höherer Ordnung entstehen meist durch Abzweigung von den primären und sekundären Leitbündeln innerhalb des Blattstiels und der Mittelrippe. Manche zweigen auch erst innerhalb der Blattspreite ab, gehen dann ein Stück in der Längsrichtung und münden in einen benachbarten Nerv ein. Solche kurze Längsnerven können hinüberleiten zu den Querverbindungen. Wenn das in der Längsrichtung verlaufende Stück immer kürzer wird, dann überwiegt schließlich die Querrichtung, und wir gelangen zu den S-förmig gekrümmten Queranastomosen, die bereits bei Aglaonema commutation beschrieben wurden. Übergangsformen zwischen Längsnerven und Anastomosen sind gerade bei Philodendron nicht selten.

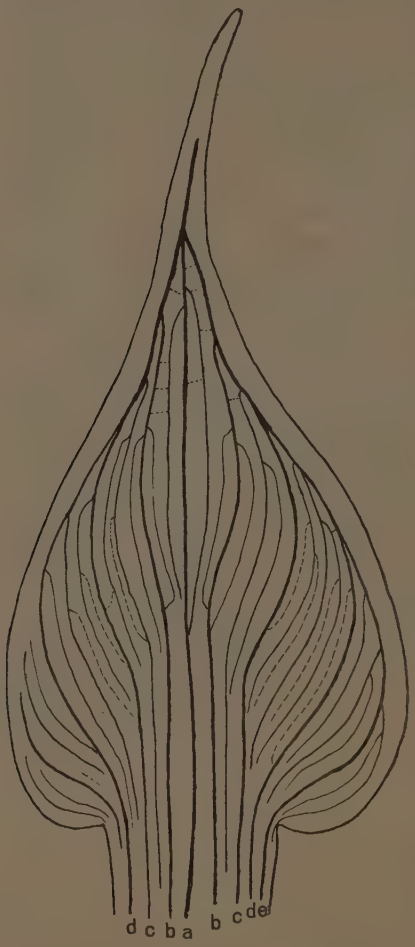


Fig. 8. Philodendron oxycardium. Differenzierte Nerven stark ausgezogen, Anlagen fein oder gestrichelt. *a*, *b*, *c*, *d*, *e* = Primärnerven. Vergr. ca. 17.

Fig. 9. Philodendron oxycardium. Querschnitt durch den Blattstiel. Vergr. ca. 17.

Eine weitere Eigentümlichkeit ist, daß manch mündet sch.. oder mehr dieser kurzen Längsnerven sich kettenartig aneinan.. reihen. Dabei setzt das basalwärts gelegene Leitbündel, das in der Entwicklung des Blattes auch zeitlich später entstanden ist, mit seinem distalen Ende an den unteren Teil des folgenden Leitbündels an.

Während der Ausbildung der Längsnervatur beginnt auch die Entwicklung der Queranastomosen in ähnlicher Weise wie bei Aglaonema von der Spitze her nach unten fortschreitend. Vereinzelt kommen auch noch feinere Nerven vor, die die Queranastomosen in der Längsrichtung miteinander verbinden. Die Gesamtnervatur ist einfach und ziemlich ausgesprochen monokotyl (Fig. 10).

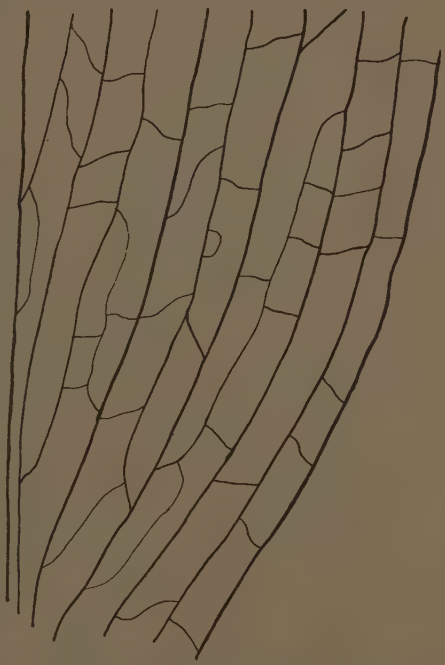


Fig. 10. Philodendron oxycardium. Feinere Nervatur. Vergr. 6.

In der Gattung Philodendron kommen Modifikationen der eben beschriebenen Nervatur vor, die zu komplizierteren Formen überleiten und in manchen Fällen der Nervatur der später zu behandelnden Alocasia ähnlich sind. Bei diesen Arten erreichen die Blätter meist eine bedeutende Größe. Je mehr die Nervatur ausgestaltet ist, um so größer ist die Zahl der Leitbündel schon in Blattscheide und Stiel, um so größer ist auch die Zahl der Längsbündel höherer Ordnungen, die in der Mittelrippe und Blattspreite von den anderen abzweigen. Schon bei Philodendron oxycardium verlaufen in den größeren Blättern die Nerven höherer Ordnung vielfach nicht mehr ganz parallel zu den Primärnerven; die einem Primärnerv benachbarten Nerven höherer Ordnung treten gemeinsam mit ihm aus der Mittelrippe aus und bilden zusammen eine schwache Seitenrippe. Innerhalb der Spreite weichen sie in sehr spitzem Winkel auseinander. Die Seitenrippen lösen sich dem Rande zu allmählich auf und werden nur von den Primärnerven

fortgesetzt. Bei Br[illegible] wie von der Mittelrippe gegen die Spitze zu nur noch das mediane Gefäßbündel übrigbleibt. Dieser Ansatz zur Bildung von Seitenrippen kommt fast bei allen Philodendren mit einfachem Blattumriß und einfacher Bogennervatur an jenen Blättern vor, die die Durchschnittsgröße überschreiten.

Fig. 11. Philodendron pinnatifidum. Junges Blatt. Medianes Leitbündel und primäre Nerven (*a*—*e*) teilweise differenziert. Die Anlagen der übrigen Nerven punktiert. Vergr. ca. 17.

Ein Beispiel für diese weitere Ausgestaltung ist Ph. pinnatifidum Schott. Die Laubblätter sind hier fiederteilig. Keimpflanzen standen nicht zur Verfügung. Aber wie bei vielen anderen Araceen sind auch hier die ersten Blätter der Seitensprosse einfacher gestaltet als die Folgeblätter und dürften mit den Primärblättern übereinstimmen. Das erste Blatt ist ganzrandig und gleicht in Form und Nervatur den Blättern von Ph. oxycardium, wobei sich Ansätze zu Seitenrippen zeigen. Beim nächsten Blatt treten am Rand Einbuchtungen auf. Bei den folgenden Blättern verstärken sie sich immer mehr, die Lappen werden immer größer, bis schließlich die Blätter fiederteilig sind. Die Fiederteilung entsteht dadurch, daß im Entwicklungsgang des Blattes ein-

reine Axenstränge der Spreite in Wurzeln auslaufen, während sich die parenchymhaltigen Axenstränge stärker in die Breite wölben. Diese Wachsthumsvertheilung leitet uns nun zum Verhalten der Nerven über. Fig. 11 stellt ein junges Entwicklungsstadium eines Seitenlappens dar. Hier sind die Primitivnerven angelegt und relativ gerade in Haut- und Seitenfalt übergetreten. Nur die unteren sind noch nicht so weit entwickelt. Die Primitivnerven gehen in den Zonen stärksten Breitenwachsthums zum Rand. Dort biegen sie einen spitzwinkligen Rand-

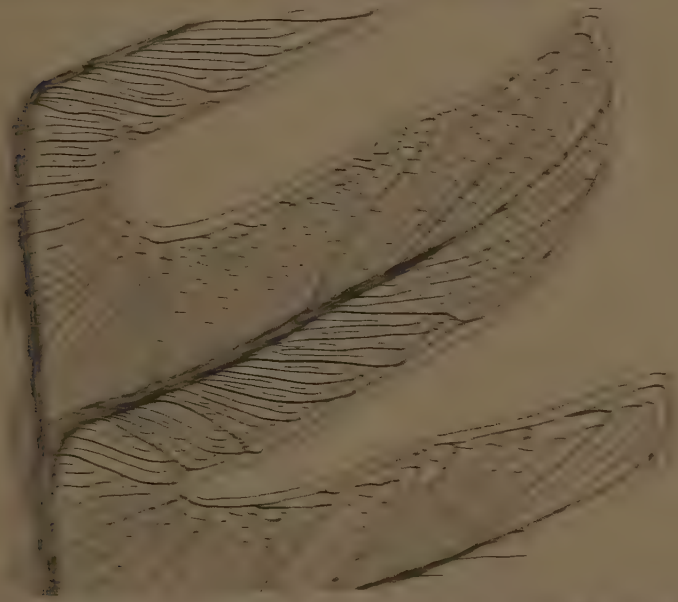


Fig. 11. Palaemon pusillus. Hautfalte in einem weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstadium. Vergr. 7.

nerv, der dem Rand entlang zur Spitze geht und infolge des ungleichen Breitenwachsthums vielfach verläuft. Randwärts bilden sich jederseits der Randlängsnerven feinere zweier Ordnung. Die Seitenäste dieser Randnerven sind die gleiche wie die der Primitivnerven in den gemeinsamen Ästen der vorher noch beschriebenen Formen (Agaonema, Philonema). Am Rand bilden sie in der von den Primitivnerven gebildeten Bucht ein. Die älteren Secundärnerven treten gemeinsam mit den primären aus der Wurzelgegend heraus und bilden zusammen die Seitenäste. Nur die jüngsten Secundärnerven treten in den Zonen

des geringeren Breitenwachstums selbständig hinaus. Mit fortschreitendem Wachstum schalten sich dazwischen wieder Längsnerven höherer Ordnung ein, die in der Regel den Randnerv nicht mehr erreichen. Die größeren Längsnerven gehen zurück auf Leitbündel, die aus dem Stamm kommen. Aber diese verzweigen sich in der Mittelrippe und den Seitenrippen, so daß ein Leitbündel des Blattstiels mehrere Längsnerven der Blattspreite liefern kann. Auch in der Spreite selbst zweigen noch Längsnerven der höchsten Ordnung ab, die nach kurzem Verlauf wieder in die benachbarten größeren Nerven einmünden (Fig. 12).

Das verschiedene Breitenwachstum in der Blattspreite drückt sich im Verlauf der Nervatur auch dadurch aus, daß die wichtigeren Längsnerven in der oberen Hälfte der Fiedern sich umbiegen in die Richtung des Randnervs zur Spitze, also hier nach der Mittelrippe hin (Fig. 12). Das sind die älteren Nerven, die sich gebildet haben, während hier das Breitenwachstum des Blattes noch stark war. Die Teile, die in der Zone des starken Breitenwachstums liegen, wurden stark in die Länge gezogen, d. h. am weitesten von der Mittelrippe weggerückt, während die anderen Teile, die in die Zone schwächeren Wachstums hineinragten, zurückblieben. Bei denjenigen Leitbündeln, die erst später entstanden, tritt dieses Zurückbiegen nicht mehr ein. Sie laufen normal, als ob die Fieder selbständig und nicht ein Teil einer größeren Blattspreite wäre. Entweder münden sie mit einer Krümmung nach der Spitze der Blattfieder in den Randnerv oder, wie es in der Regel der Fall ist, innerhalb des Randes in den nächsten Längsnerv.

Während der Ausbildung der Längsnervatur vollzieht sich von der Spitze und dem Rand der einzelnen Fiedern gegen die Mantelrippe fortschreitend allmählich die Entwicklung der feineren Nervatur. Zwischen den Querverbindungen erstrecken sich meist noch feine längsgerichtete Leitbündel, die aber nicht mehr so streng geradlinig verlaufen. Manchmal münden sie in einem Bogen in die benachbarten Längsnerven ein oder sind mit diesen selbst wieder durch Anastomosen verbunden. Bei Ph. pinatifidum kommen auch in seltenen Fällen Querverbindungen vor, die im Blattgewebe frei endigen. Das embryonale Wachstum ist hier zum Stillstand gekommen, bevor noch diese Nerven ganz angelegt waren.

Bei Ph. Corsonianum ht. (Ph. verrucosum × Ph. speciosum) sind die Blätter noch bedeutend größer und nicht fiederteilig; nur geringe Einbuchtungen treten am Rand auf. Die Nervatur stimmt im wesentlichen mit der von Ph. pinnatifidum überein. Die Längsnerven zweiter und höherer Ordnung treten in spitzem Winkel aus den Seitenrippen heraus und verlaufen im Feld zwischen ihnen annähernd parallel

zueinander nach dem Rand. Ein Teil von ihnen mündet schon innerhalb des Randes in einen benachbarten Nerv. Etwas weiter geht die Ausgestaltung beim Blatt von Ph. triumphans hort. de Smet-Duvivier, einer Gartenform. Von den aus den Seitenrippen und der

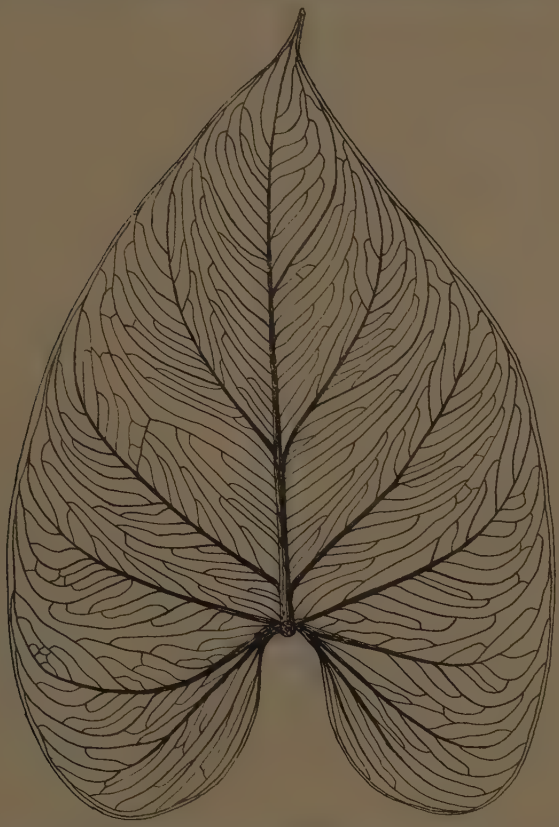


Fig. 13. Philodendron triumphans. Übersicht über die Nervatur eines fertigen Blattes. $^2/_3$ natürl. Gr.

Mittelrippe in die Spreite hinaustretenden Nerven gelangen nur wenige zum Randnerv. Die meisten münden schon vorher im Raum zwischen den Seitenrippen ineinander ein (Fig. 13). Vom parallelen Verlauf weicht die Nervatur hier oft sehr weit ab. Die feinere Nervatur ist jedoch ziemlich einfach (Fig. 14). Die Längsnerven werden in ziemlich regelmäßigen Abständen durch rechtwinklige Queranastomosen verbunden.

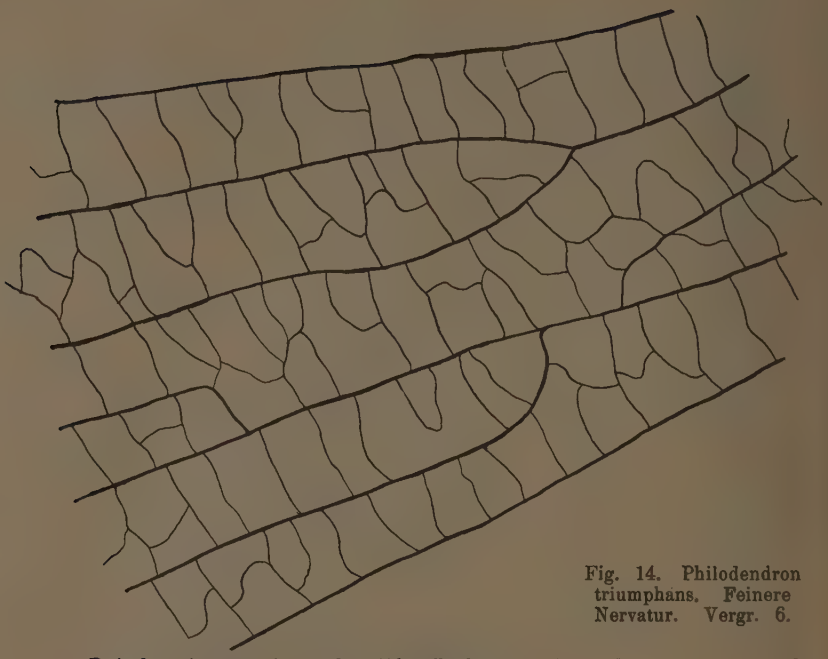


Fig. 14. Philodendron triumphans. Feinere Nervatur. Vergr. 6.

Bei den Arten mit großen Blattflächen ist die Zahl der Leitbündel auf dem Querschnitt durch den Stiel ziemlich groß. Die Anordnung in konzentrischen Kreisen oder Halbkreisen, wie sie bei Ph. oxycardium (Fig. 9) festgestellt wurden, ist bei Ph. pinnatifidium nicht deutlich zu erkennen; dagegen tritt sie bei anderen Arten, wie Ph. triumphans, klar hervor (Fig. 15). Die Leitbündel, die den innersten Kreisen angehören, sind teilweise nicht mehr normal orientiert, d. h. der Holzteil ist nicht nach dem Mittelpunkt, sondern quer oder nach außen gerichtet. Aus der Sproßachse treten sie mit seltenen Ausnahmen in normaler Lage,

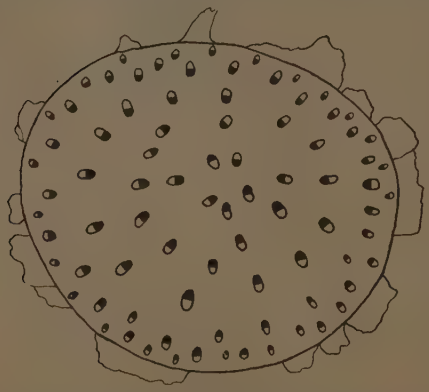


Fig. 15. Philodendron triumphans. Querschnitt durch den Blattstiel. Die Anordnung der Leitbündel in konzentrischen Kreisen ist kenntlich. Vergr. 10,5.

drehen sich also erst nachher, kurz nach ihrem Austritt. Weiter oben sind inverse Leitbündel nur noch im unteren Teil der Mittelrippe zu finden. Vor ihrem Eintritt in die Blattspreite oder in eine Seitenrippe drehen sie sich in die normale Lage oder teilen sich unter allmählicher Drehung der beiden Äste. Kleinere, von der normalen Lage abweichende Leitbündel sind oft Anastomosen, die zwischen den Hauptleitbündeln im Stiel unregelmäßig verlaufen. In den Seitenrippen sind die Längsbündel höherer Ordnung um das primäre Leitbündel herumgruppiert, das durch seine Größe kenntlich ist. Sie treten von da in der gleichen Reihenfolge in die Blattfläche hinaus, wie es bei der Mittelrippe von Aglaonema beschrieben wurde.

Zantedeschia.

Z. aethiopica Spreng. wurde bereits von Deinega untersucht. Die Entwicklung der Nervatur vollzieht sich in gleicher Weise, wie bei Aglaonema. Deinega schreibt über den Zusammenhang der Leitbündelverteilung mit dem Wachstum des Blattes: „Diese Verteilung der Gefäßbündel kann man meiner Meinung nach auf folgende Weise aus der in basipetaler Richtung vor sich gehenden Entwicklung des Blattes erklären. Das zuerst angelegte Gefäßbündel und die nächst jüngeren treten in die Blattlamina resp. in die Mittelrippe ein, wenn dort ein ziemlich starkes Längenwachstum vor sich geht, infolgedessen geht das zuerst angelegte bis zur Spitze; die nächst jüngeren aber treffen, bevor sie die Spitze erreichen, in der oberen Partie der Blattspreite ein ziemlich starkes Breitenwachstum und werden dadurch hier seitlich abgelenkt. Je jünger die Gefäßbündel sind — und je später sie also in die Blattspreite eintreten — desto näher an der Blattbasis treffen sie die Zone stärksten Breitenwachstums und desto früher biegen sie also aus der Mittelrippe aus, da ja die Entwicklung der Blattlamina in basipetaler Richtung fortschreitet."

Die Längsnerven stehen miteinander in ziemlich gleichmäßigen Abständen durch Queranastomosen in Verbindung, die meist in annähernd rechtem Winkel ansetzen (Fig. 16, feinere Nervatur). Die so abgegrenzten, ungefähr rechteckigen Felder werden wieder abgeteilt und durch kleine vorwiegend in der Längsrichtung verlaufende Gefäßbündel. Sie gabeln sich auch oft oder biegen in der Querrichtung um. Auch hier kommen gelegentlich freie Nervenendigungen vor.

In den Blattohren sind die Nerven bei ihrem Austritt aus der Mittelrippe eng zusammengedrängt und erst in der Blattfläche strahlen sie auseinander in ähnlicher Weise, wie bei den größeren einfachen

Fruchtbarkeitsklimax. Bei größeren Höhen kommt es sogar zur Bildung von Serotinen, die von der Basis der Fruchtzone aus die Ihren ausstreuen und soll von ähnlichen anfliegen.

Schröter hat in seinen Untersuchungen über die Änderung der Fruchtbarkeitsklimax bei manchen Pflanzen, darunter auch bei der Arve (Alb. cembra = Zirbelkiefer) wichtige Abweichungen an der Existenz von Längswasserbahnen gefunden. Es handelt sich um Längsnerven, die später, erst nach Ausbildung der Querwasserbahnen, angelegt werden sollen, also im Kern älterer Jahrringe. Schröter schreibt: „Die Anlage der Längsnervation kann dem Ursprung in einer Querwasserbahn [illegible] Längsnerven aus und über sich den Querwasserbahnen [illegible] Spitze [illegible] Weise [illegible] mit [illegible] Querwasserbahnen [illegible] Längsnerven [illegible] Querwasserbahnen [illegible] Längsnerven [illegible] Querwasserbahnen [illegible] Längsnerven [illegible]

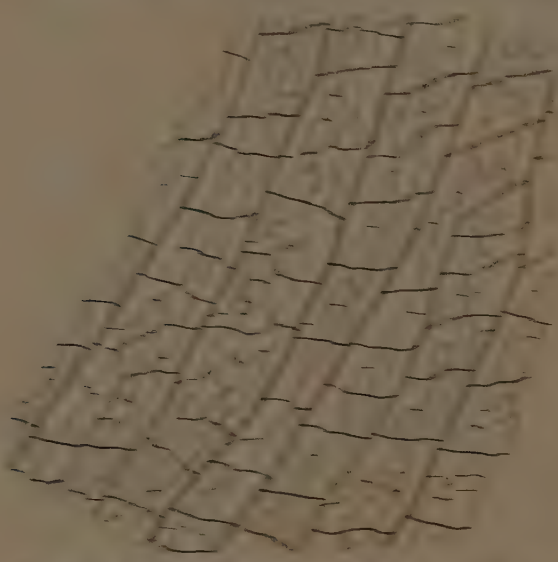
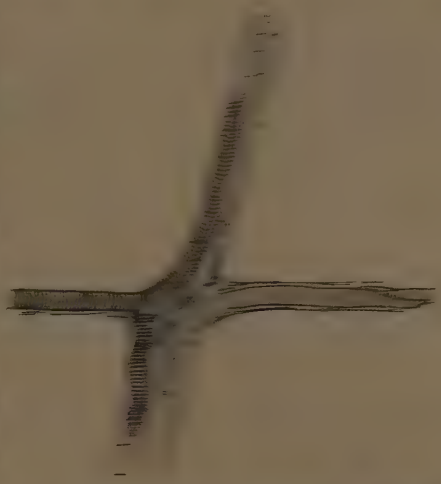


Fig. 1. Zerreißen [illegible] Längsnerven [illegible] Querwasserbahnen. Vergr. 1

Querwasserbahnen [illegible] Längsnerven [illegible] Querwasserbahnen [illegible] Längsnerven [illegible] Querwasserbahnen [illegible] Längsnerven [illegible]



Aber diese bereits ausgebildeten Queranastomosen gehen keineswegs über die Anlagen der benachbarten Längszwischennerven hinweg, sondern setzen an sie an. Bei diesen Längszwischennerven beginnt die Differenzierung an einem oder mehreren Punkten zugleich in der Spreite, besonders auch von solchen Ansatzstellen aus (Fig. 18 c), und schreitet

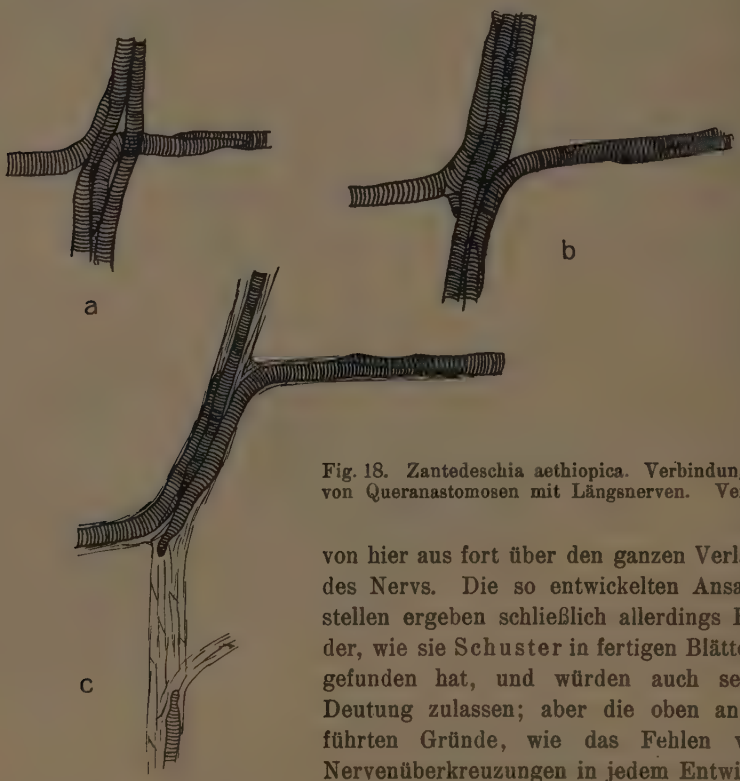


Fig. 18. Zantedeschia aethiopica. Verbindungen von Queranastomosen mit Längsnerven. Vergr.

von hier aus fort über den ganzen Verlauf des Nervs. Die so entwickelten Ansatzstellen ergeben schließlich allerdings Bilder, wie sie Schuster in fertigen Blättern gefunden hat, und würden auch seine Deutung zulassen; aber die oben angeführten Gründe, wie das Fehlen von Nervenüberkreuzungen in jedem Entwicklungsstadium und die Reihenfolge der Entwicklung, schließen seine Deutung wohl aus.

Über den Verlauf der Leitbündel in Blattscheide und Blattstiel sagt Deinega: „Die Blattscheide verschmälert sich nach oben, und der Blattstiel zeigt insbesondere an der Oberseite ein ziemlich starkes Dickenwachstum; beide Ursachen zusammengenommen bedingen, daß die jüngeren Gefäßbündel, welche also in den seitlichen Partien der Blattscheide angelegt wurden, sich nach und nach umbiegen bis auf die Oberseite des Blattstiels, wo sie sich in dem sich hier lebhaft tei-

lenden Gewebe fortsetzen.“ Zantedeschia stimmt also auch hier mit Aglaonema überein. Überdies gilt bezüglich der inversen Leitbündel das, was bereits bei Philodendron festgestellt wurde.

Die Primärblätter von Zantedeschia entsprechen in ihrer Nervatur den Folgeblättern, aber sie sind einfacher. Das Blatt ist rundlich oder eiförmig; erst die späteren Blätter entwickeln nach und nach Blatt-

Fig. 19a. Zantedeschia aethiopica. Primärblatt. *a*, *b*, *c* = Primärnerven. Vergr. 6,75.

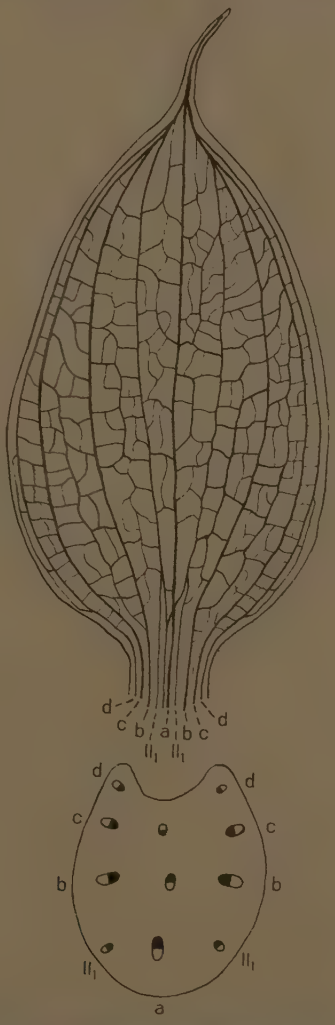


Fig. 19b. Zantedeschia aethiopica. Auf das Primärblatt folgendes Blatt. *a*, *b*, *c*, *d* = Primärnerven. II_1 = erster Sekundärnerv. Vergr. 4.

ohren. Fig. 19a stellt das noch nicht ganz entwickelte erste Primärblatt dar. Mediannerv und seitliche Primärnerven sind in der gleichen Art entstanden wie bei den späteren Blättern und gehen in einem Bogen zur Vorläuferspitze. Zwischen *a* und *b* hat sich bereits eine Anzahl von Verbindungen gebildet, die ziemlich unregelmäßigen Verlauf haben. Beiderseits tritt ein Nerv in die Längsrichtung deutlicher hervor. Das ist der Vorläufer eines Sekundärnerven, der bei den späteren Blättern an dieser Stelle erscheint und dann selbständig durch Blattstiel und Blattscheide verläuft. Hier zweigt er noch in der Spreite vom Mediannerv ab, aber nach unten legen sich andere Nerven an ihn an, die seine Richtung basalwärts fortsetzen. Nach dem Rand zu wird die Nervatur immer einfacher. Zwischen *b* und *c* finden sich nur einfache Querverbindungen, die gelegentlich durch ein längsgerichtetes Leitbündel untereinander verbunden sind. Ein großer Fortschritt zeigt sich schon bei einem der folgenden Blätter (Fig. 19b). Zwischen den Primärnerven *a* und *b* ist beiderseits ein sekundärer Längsnerv eingeschaltet, in der Figur mit *II* bezeichnet. Zwischen den beiden Längsnerven *a* und *II* hat sich ein Nervennetz entwickelt, mit den beiden Hauptrichtungen quer und längs. Die Längsrichtung wird eingenommen von solchen Nerven, die von den beiden benachbarten Primär- und Sekundärnerven abzweigen und dann eine Strecke weit längs verlaufen. Solche Äste reihen sich kettenförmig aneinander. Noch deutlicher tritt dieses kettenartige Aneinanderreihen in Erscheinung im benachbarten Feld zwischen *II* und *b*. Diese sympodialen Längsnerven werden in den folgenden Blättern, bei welchen das Flächenwachstum noch größer ist, ersetzt durch Längsnerven dritter Ordnung. Weiter außen zwischen *b* und *c* ist die Entwicklung noch nicht so weit gediehen. Hier entspricht der sympodiale Längsnerv einem späteren Sekundärnerv. Er geht etwa bis zur Mitte des Blattes. Von da ab wird das Feld von S-förmigen Queranastomosen durchzogen, die nach der Spitze zu, wo der Raum immer schmäler wird, zu geradlinigen Anastomosen überleiten. Noch einfacher ist die Nervatur zwischen den Primärnerven *c* und *d*, die nahe am Rand in geringer Entfernung voneinander verlaufen. Hier finden sich nur noch in regelmäßigen Abständen einfache Queranastomosen.

Im Blattstiel ist die Nervatur ebenfalls einfach. Innerhalb des Halbkreises der Primärbündel tritt ein sekundäres Leitbündel auf, das sich im unteren Teil der Mittelrippe gabelt. Die beiden Äste gehen in die Sekundärnerven über. Bei späteren Blättern sind mehrere solche Leitbündel im mittleren Teil des Stiels vorhanden, die sich ebenfalls an der Bildung der Längsnerven höherer Ordnung beteiligen.

An den aufeinanderfolgenden Primär- und Folgeblättern von Zantedeschia tritt deutlich das Bestreben zutage, überall, wo der Abstand zwischen zwei Längsnerven eine bestimmte Grenze überschreitet, neue Längsnerven einzuschalten, während dort, wo der Abstand diese Grenze nicht überschreitet, zunächst gekrümmte und schließlich bei immer kleinerer Entfernung geradlinige Querverbindungen auftreten.

Typhonodorum.

Untersucht wurde Typhonodorum Lindleyanum Schott. Die ersten an Keimpflanzen auftretenden Blattgebilde sind Niederblätter mit pfriemenförmigen langen Vorläuferspitzen. Diese Spitzen verbreitern sich bei den folgenden Blättern immer mehr, während das Blatt immer größer und Blattstiel und Blattscheide immer länger werden. Dann entwickeln sich spitze Blattohren, so daß das Blatt pfeilförmig wird. Bei ausgewachsenen Pflanzen erreicht das Blatt eine bedeutende Größe. Es gleicht dann den Blättern der großen Alocasia- und Xanthosoma-Arten. Damit übereinstimmend bildet sich auch die Nervatur aus. Fig. 20 stellt eines der ersten Primärblätter dar, bei dem die Spreite noch sehr schmal ist. Neben dem Mediannerv sind beiderseits drei primäre Längsnerven vorhanden, die vom Blattstiel aus entsprechend der geringen Breite der Blattspreite in sehr flachem Bogen in die Vorläuferspitze gehen. Auch zwei Sekundärnerven haben sich bereits gebildet. Dazwischen erstrecken sich einfache Querverbindungen, die nur im Raum zwischen dem Mediannerv und den beiden ersten Längsnerven unregelmäßig werden, wie beim Primärblatt von Zantedeschia. Bei späteren Primärblättern schalten sich zwischen die Primärnerven zahlreiche Nerven höherer Ordnung ein. Diese Längsnerven zweigen innerhalb der Mittelrippe hauptsächlich von den primären Längsbündeln, im oberen Teil der Spreite meist vom Medianbündel ab, laufen ihnen parallel und münden gegen den Rand zu in die primären oder sekundären Nerven. Die Nerven der letzten Ordnungen zweigen oft erst innerhalb der Spreite ab, ähnlich wie wir schon bei früheren Formen gesehen haben (Philodendron pinnatifidum).

Fig. 20. Typhonodorum Lindleyanum. Primärblatt. Vergr. 6,75.

In der feineren Nervatur treten die einfachen, geraden Queranastomosen stark zurück. Nur dort sind sie in größerer Zahl ausgebildet, wo die Primärnerven nahe zusammenrücken; wo aber diese weiter entfernt sind, gehen sie in Längsnerven höherer Ordnung über. Die feinsten Leitbündeläste biegen oft in die Längsrichtung um und verlaufen so eine größere Strecke weit oder es reihen sich mehrere in der Längsrichtung kettenartig aneinander, eine Art der feinen Nervatur, die wir nachher bei Peltandra und auch bei Calla palustris noch deutlicher ausgeprägt finden werden.

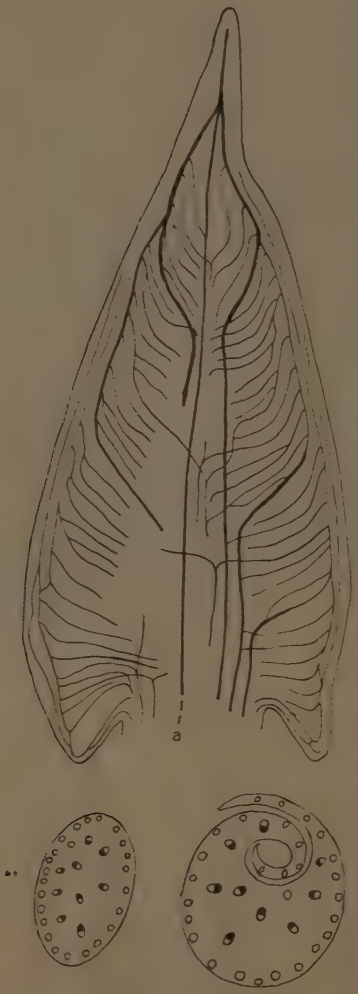


Fig. 21. Typhonodorum Lindleyanum. Die Primärnerven sind größtenteils schon differenziert. Die Anlagen der Leitbündel sind mit dünnen Linien gezeichnet. Vergr. 10,5.

Fig. 21 stellt ein junges Entwicklungsstadium eines späteren Blattes dar. Das Breitenwachstum der Spreite ist hier bedeutend stärker. Es kommt zur Bildung von Blattohren, die bei späteren Blättern noch viel mächtiger sind als hier. Die Primärbündel sind im vorliegenden Stadium zum Teil bereits in Holz- und Siebteil differenziert und dazwischen erscheint eine große Anzahl von Nerven höherer Ordnung, die ihnen parallel laufen. Während die primären von der Basis des Blattes an selbständig verlaufen, sind die Nerven höherer Ordnung Äste der größeren Leitbündel; zum Teil stammen sie von selbständigen Gefäßbündeln, die sich in der Mittelrippe gabeln und die Äste nach beiden Seiten in die Spreite abgeben. In Fig. 21 sind einige dieser Verzweigungen dargestellt. Schon hier treten die Längsnerven basalwärts unter einem viel größeren Winkel aus der Mittelrippe heraus als bei den ersten Blättern. Bei den Blättern der ausgewachsenen Pflanze, für die Abbildungen aus Engler und Herbarmaterial zur Verfügung standen,

ist das noch viel mehr der Fall. Dort bilden sich bei dem starken Flächenwachstum der Spreite die primären Längsnerven zu Seitenrippen aus, von welchen die übrigen Längsnerven in spitzem Winkel divergieren (vgl. Philodendron Corsonianum, Philod. triumphans).

Die feinere Nervatur ist ebenso wie bei den Jugendblättern.

In Blattscheide und Blattstiel stimmt die Leitbündelverteilung mit der bei Zantedeschia beschriebenen überein, nur sind die Bündel beim Austritt aus der Sproßachse nicht in einer einzigen Reihe angeordnet.

Peltandra.

Bei Peltandra virginica Kunth bilden die jungen Seitentriebe zuerst einfache Blätter aus, die wohl mit den Primärblättern übereinstimmen. Fig. 22 stellt eine Übersicht über die Nervatur eines Jugendblattes dar. Die ersten primären Längsnerven treten nacheinander in spitzem Winkel aus der Mittelrippe heraus. In der Nähe des Randes gehen sie ineinander über und bilden einen sympodialen Randnerv, der in der Nähe der Blattspitze in den Mediannerv mündet. Die jüngeren Primärnerven jedoch, die schon unten in die Spreite hinaustreten, münden nicht in die vorausgehenden Längsnerven ein, sondern laufen dem Rand parallel selbständig zur Spitze, wo sie sich ebenfalls mit dem Mediannerv vereinigen. Sie bilden also außerhalb des ersten, oben erwähnten sympodialen Randnervs noch einen zweiten und dritten nicht sympodial zusammengesetzten Randnerv. Das Feld zwischen dem ersten sympodialen und dem zweiten Randnerv wird abgeteilt durch schräge Querverbindungen, die nach unten in immer spitzerem Winkel ansetzen und im unteren Teil der Spreite allmählich in Längsnerven übergehen. Zwischen dem zweiten und dritten Randnerv, die einander mehr genähert sind, verlaufen die Querverbindungen in der Nähe der Blattspitze annähernd rechtwinklig, gehen aber basalwärts ebenfalls in Längsnerven über.

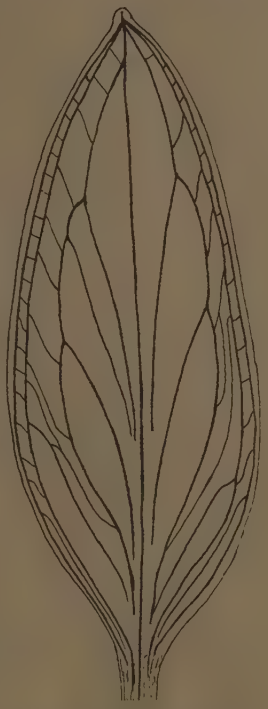


Fig. 22. Peltandra Virginica. Übersicht über die Nervatur eines Jugendblattes. Vergr. 1,5.

In den späteren Blättern treten die Längsnerven unter größerem Winkel aus der Mittelrippe heraus und unten bilden sich ziemlich lange Blattohren. Die Leitbündel, die die Blattohren versorgen, zweigen, zu einer Seitenrippe vereinigt, am Übergang aus dem Blattstiel von der Mittelrippe ab und strahlen in den Blattohren auseinander (Fig. 23 schematisch). Das Hauptleitbündel der Rippe biegt am Ende des Blattohres um und schließt sich dem inneren sympodialen Randnerv an. Die weiteren Längsnerven, die auf der basalen Seite von der Rippe abgehen, verlaufen dem Rand parallel als zweiter Randnerv zur Blattspitze. Die anderen noch weiter außen befindlichen Randnerven jedoch sind Äste, die aus dem zweiten Randnerv abzweigen und der Blattspitze zu wieder in diesen einmünden.

Fig. 23. Peltandra Virginica. Nervatur eines Folgeblattes am Übergang in die Blattohren. $^3/_4$ natürl. Gr.

Der Raum zwischen den Primärnerven innerhalb der Spreite wird durch zahlreiche Längsnerven höherer Ordnung ausgefüllt, die alle annähernd parallel zueinander sind. Ihr Ursprung und Verlauf ist der gleiche wie bei Typhonodorum Lindleyanum. Auch hier treten die Queranastomosen stark zurück gegenüber den hauptsächlich in der Längsrichtung verlaufenden oder in dieser Richtung sich aneinanderreihenden feineren Gefäßbündel (Fig. 24). Das Feld zwischen dem ersten und zweiten Randnerv wird durch schräge Querverbindungen abgeteilt. Die feinere Nervatur ist hier ähnlich wie innerhalb der Blattfläche. Zwischen den äußeren Randnerven, die in geringerem Abstand voneinander sind, wird das Nervennetz noch einfacher. Auf dem Querschnitt durch Blattscheide und Blattstiel, die von den für Wasserpflanzen charakteristischen zahlreichen und großen Interzellularen durchzogen sind, ist die Verteilung der Leitbündel die gleiche wie bei den bisher besprochenen Arten (z. B. Zantedeschia).

Calla.

Bei Calla palustris Lin. ist die Blattspreite rundlich und besitzt zwei halbkreisförmige Blattohren. Die Entwicklung der Längsnerven

vollzieht sich wie bei Zantedeschia. Beiderseits vom Mediannerv erscheinen nacheinander 4—5 Primärnerven, die aus der Mittelrippe herausbiegen und zur Spitze des Blattes gehen. Am Rand entlang laufen alle eng beieinander nahezu parallel; erst unmittelbar vor der Spitze vereinigen sie sich miteinander. Während sie sich in Holz- und Siebteil differenzieren, entstehen zwischen ihnen die Nerven der höheren

Fig. 24. Peltandra Virginica. Feinere Nervatur. Vergr. 4,5.

Ordnungen. Dabei eilt der Raum zwischen den älteren Primärnerven in der Entwicklung voraus. Wenn dort bereits die Längsnerven zweiter, dritter, vierter Ordnung angelegt sind, erscheinen zwischen den jüngsten Primärnerven in der Gegend der Blattohren erst die sekundären Längsnerven. Die feinere Nervatur zwischen den Längsnerven gleicht derjenigen bei Peltandra und Typhonodorum.

Die Verteilung der Leitbündel in Blattscheide und Blattstiel ist ähnlich wie bei den bisher besprochenen Arten. Beim Übergang in

den Blattstiel verhalten sie sich nicht gleichmäßig. Der obere Teil der Blattscheide entwickelt ein sehr starkes Flächenwachstum. Nicht nur die beiden Flügel der Blattscheiden wachsen empor, sondern mit ihnen auch das dazwischenliegende Stück auf der Oberseite des Blattstiels, so daß sich eine Tüte bildet, die die jüngeren Blattanlagen einhüllt. Die Leitbündel im mittleren Teil der Blattscheide verlaufen geradlinig in den Blattstiel. Die jüngeren aber, die nach dem Rand zu stehen, werden ebenfalls in das starke Wachstum mit hineingezogen. Sie gehen in den Auswuchs der Blattscheide hinauf, und zwar um so höher, je weiter sie außen dem Rand zu stehen. Oben biegen sie wieder nach der Mitte hinein um und gehen nach unten zur Ansatzstelle des Blattstiels ohne ihre Orientierung zu ändern, d. h. der Holzteil ist nach wie vor der Oberseite, der Siebteil der Unterseite zugewendet. Die Queranastomosen, die sie untereinander verbinden, sind ebenfalls in der Richtung des stärksten Wachstums abgelenkt und schräg oder längs gestellt. Die Fig. 25 gibt ein Bild des ungefähren Leitbündelverlaufs in diesem Teil der Blattscheide. An der Übergangsstelle zum Stiel biegen diese Längsbündel in den Blattstiel ein und verlaufen dann an dessen Oberseite mit dem Holzteil dem Mittelpunkte zugekehrt, an der gleichen Stelle und mit der gleichen Orientierung, die sie auch einnehmen würden, wenn der Auswuchs der Blattscheide nicht vorhanden wäre.

Fig. 25. Calla palustris. Übersicht über die Nervatur im Auswuchs der Blattscheide. Vergr.

Orontium.

Bei Orontium aquatium L. nähert sich die Nervatur viel mehr dem streifigen Typ als bei den zuletzt behandelten Arten. Das Blatt ist lanzettlich. Am einfachsten ist die Nervatur bei den Primärblättern. In der Mitte zieht der Mediannerv geradlinig in die Vorläuferspitze. Zu beiden Seiten gehen zwei Längsnerven vom Blattstiel aus in sehr flachem Bogen zur Spitze, wo sie sich mit dem Mediannerv vereinigen. Zwischen dem Mediannerv und dem ersten seitlichen Längsnerv schaltet sich auf jeder Seite ein sekundärer Längsnerv ein, der im Grund der Blattspreite vom Mittelnerv abzweigt und in der Nähe der Blattspitze wieder in den seitlichen Längsnerv einmündet. Diese Längsnerven sind untereinander in ziemlich regelmäßigen Abständen durch einfache, gewöhnlich schräge Queranastomosen verbunden. Ebenso einfach ist der

Verlauf in Blattscheide und Blattstiel, wo lediglich die primären Längsbündel und ab und zu Querverbindungen vorhanden sind.

Die Blätter der ausgewachsenen Pflanzen haben die gleiche Gestalt, sind aber größer. Wegen der großen Spreite und des dadurch bedingten größeren Abstandes der Primärnerven voneinander schalten sich Nerven zweiter, dritter usw. Ordnung ein.

Der Entwicklungsgang der Nervatur bei einem späteren Blatt ist folgender (Fig. 26, Schema). Nachdem die Blattanlage sich gegliedert und die Spreite ihre Entwicklung begonnen hat, entsteht zuerst der Mediannerv *a*, der sich frühzeitig in Holz- und Siebteil differenziert. Dann folgen beiderseits nacheinander etwa drei primäre Längsnerven. Aber sie treten nicht in die Mittelrippe ein, sondern gehen vom Blattstiel aus in sehr flachem Bogen zur Spitze, zwischen diesen werden in großen Abständen mehr oder weniger schräge Querverbindungen angelegt. Während die Anastomosen sich in Holz- und Siebteil differenzieren, erscheint zwischen den Längsnerven *a* und *b* ein sekundärer Längsnerv (II), etwas später zwischen *b* und *c*, und noch später bei großen Blättern auch zwischen *c* und *d*. Die Anlagen der Sekundärnerven und auch die nachher in ihnen ausgebildeten Tracheiden gehen über die bereits vorhandenen Queranastomosen hinweg. Es kommen also hier Nervenüberkreuzungen vor. Inzwischen sind neue Queranastomosen angelegt worden, die die benachbarten Primär- und Sekundärnerven miteinander verbinden, also keinen der schon vorhandenen Längsnerven überkreuzen. Mit dem fortschreitenden Wachstum des Blattes werden nun Längsnerven dritter Ordnung angelegt in der gleichen Reihenfolge von innen nach außen wie die Sekundärnerven; diese gehen ebenfalls über die ihnen begegnenden Anastomosen hinweg. Dann werden auch sie mit den benachbarten Längsnerven durch Anastomosen verbunden. Die sich kreuzenden Nerven treten meist noch vor dem Abschluß der

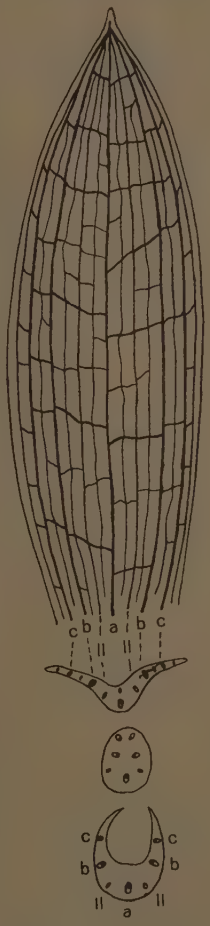


Fig. 26. Orontium aquaticum. Übersicht über die Nervatur des fertigen Blattes, etwas schematisiert. *a*, *b*, *c* = Primärnerven; *II* = Sekundärnerven. Schwach vergr.

Blattentwicklung untereinander in Verbindung. Es bilden sich neue Tracheiden, die von der Anastomose in die Richtung des Längsnervs umbiegen und sich diesem anschließen oder umgekehrt, oder ein Ast der neugebildeten Tracheide schließt sich dem kreuzenden Nerv an. Oft läßt sich die gegenseitige Beeinflussung im Wachstum aus dem unregelmäßigen Verlauf der Tracheiden an der Kreuzungsstelle ersehen. Stets aber kann man die ursprüngliche Nervenüberkreuzung

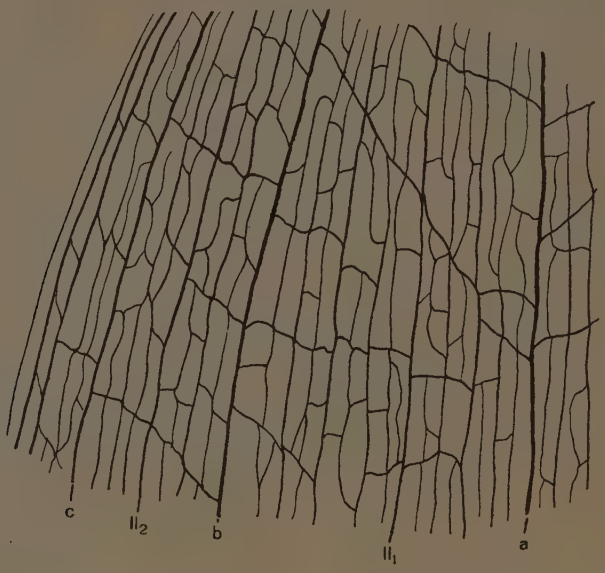


Fig. 27. Orontium aquaticum. Feinere Nervatur. *a*, *b*, *c* = primäre Längsnerven. II_1, II_2 = sekundäre Längsnerven. Vergr. 6,75.

auch im fertig entwickelten Blatt noch erkennen, sowohl in der Flächenansicht als auch im Querschnitt, da die beiden Gefäßbündel nur durch die später entwickelten Elemente untereinander in Verbindung treten, die ursprünglichen Tracheiden aber sich kreuzen. Unterdessen entwickelt sich auch die feinere Nervatur (Fig. 27). Sie besteht aus kleinen Leitbündeln, die den Längsnerven parallel laufen und die einzelnen Anastomosen untereinander verbinden. Auch zwischen ihnen finden sich gelegentlich noch rechtwinklige Querverbindungen

Die Längsnerven der höheren Ordnungen gehen nicht bis zur Blattspitze, sondern münden in deren Nähe in eine übergeordnete Quer-

anastomose. Dabei gelangen die sekundären Längsnerven weiter zur Spitze hinauf als diejenigen der dritten Ordnung. Auch freie Nervenendigungen kommen vor.

Durch diesen Nervenverlauf gewinnt das Blatt von Orontium das Aussehen der typischen monokotylen Nervatur.

Auch der Leitbündelverlauf in Blattscheide und Blattstiel ist sehr regelmäßig. Die durch ihre Größe kenntlichen primären Leitbündel ordnen sich in einen regelmäßigen Halbkreis, der sich im Blattstiel fast zu einem Ring schließt. Nach außen zu folgen in einem weiteren Halbkreis die sekundären Leitbündel, die regelmäßig hinter den Lücken der primären stehen. Noch weiter außen folgt ein Halbkeis von Leitbündeln dritter Ordnung. Einzelne Leitbündel befinden sich auf der Oberseite der Blattscheide bzw. in der Mitte des Blattstiels. Von ihrer Orientierung gilt das gleiche, was bereits von den entsprechenden Leitbündeln bei den bisher behandelten Arten gesagt wurde (Philodendron).

Symplocarpus.

Symplocarpus foetidus Salisb. hat eine ähnliche Blattform wie Orontium. Der Blattstiel ist nicht rundlich. Die Flügel der Blattscheide laufen am Blattstiel herauf (Fig. 28 b) und verbreitern sich oben zur Blattspreite.

Die Nervatur weicht von der bei Orontium ab (Fig. 28 a, Übersicht). Auch hier durchziehen auf jeder Seite etwa 3—4 primäre Längsnerven in flachem Bogen um die Blattspreite, verlaufen am Rand gegen die Spitze zu ineinander und vereinigen sich dann mit dem Mediannerv. Der erste seitliche Längsnerv bleibt ein kleines Stück weit in der Mittelrippe, die anderen dagegen treten bereits ganz unten aus ihr heraus. Im apikalen Teil des Blattes zweigen vom Mediannerv in spitzem Winkel seitliche Äste ab, die zum ersten seitlichen Längsnerv ziehen. Sie teilen hier den ziemlich großen Raum in kleinere Felder, die wiederum in kleinere Felder von rechteckiger oder rhombischer Gestalt gegliedert werden durch Nerven, die abwechselnd in der Längsrichtung oder in der schrägen Richtung der Anastomosen verlaufen. Anders wird das Bild im mittleren Teil der Blattspreite. An Stelle der Anastomosen tritt hier ein sekundärer Längsnerv, der in sehr spitzem Winkel aus der Mittelrippe heraustritt und oben entweder in die unterste Anastomose mündet oder selbständig in sehr flachem Bogen in den seitlichen Längsnerv übergeht. Der Raum zwischen primären und sekundären Längsnerven wird abermals durch einen Längsnerv dritter Ordnung abgeteilt, der in ähnlicher Weise verläuft wie der sekundäre Nerv.

Dazwischen schalten sich abwechselnd weitere untergeordnete, zum Teil sympodiale Längsnerven und Anastomosen ein. Die feinere Nervatur (Fig. 29) besteht hier aus kleinen Leitbündeln, die ähnlich wie bei Orontium überwiegend in der Längsrichtung laufen.

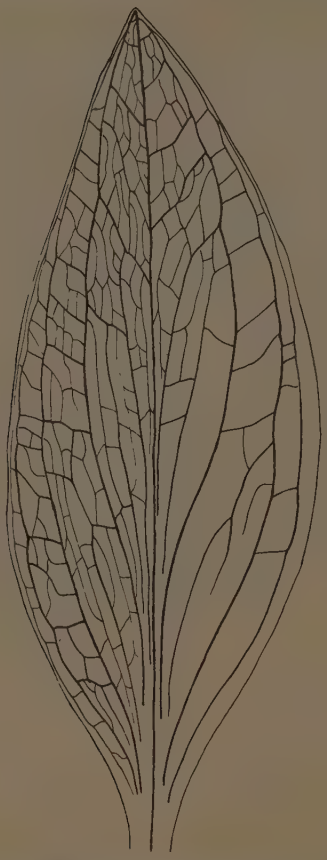


Fig. 28a. Symplocarpus foetidus. Übersicht über die Nervatur des fertigen Blattes. $^2/_3$ natürl. Gr.

Das Feld zwischen dem ersten und zweiten seitlichen Längsnerv (Fig. 28a), das schmäler ist als dasjenige zwischen den beiden inneren Nerven, wird in ziemlich regelmäßigen Abständen durch einfache schräge Queranastomosen abgeteilt. Im unteren Teil der Spreite tritt an deren Stelle ein sekundärer Längsnerv und hier erfolgt die weitere Teilung der Felder wie zwischen den mittleren Längsnerven. Das gleiche wiederholt sich zwischen dem zweiten und dritten Längsnerv. Die Teilung durch Queranastomosen reicht aber hier bis nahe an die Basis der Blattspreite. Die rechteckigen oder rhombischen Felder, die von den Längsnerven und Queranastomosen umgrenzt sind, werden wieder auf verschiedene Weise in ungefähr gleich große Teile zerlegt. Es lassen sich

Fig. 28b. Symplocarpus foetidus. Querschnitt durch den Blattstiel. Vergr. 6,75.

da Arten der Teilung erkennen, die an die von Schuster aufgestellten Typen der Teilung isodiametrischer Felder bei dikotylen Pflanzen erinnern. Die Teilung kann so geschehen, daß das Feld durch ein längs gerichtetes Leitbündel in zwei annähernd gleich große Hälften

zerlegt wird (Fig. 30a); aber es kann auch die eine Hälfte bedeutend größer sein und wieder durch eine Querverbindung geteilt werden, so daß aus dem großen drei kleinere Felder entstehen (Fig. 30b). Dabei kann auch das in der Längsrichtung verlaufende Bündel umbiegen und an den angrenzenden Längsnerv anlegen (Fig. 30c). Die Teilung kann sich in gleicher Weise nochmals wiederholen, so daß aus dem einen

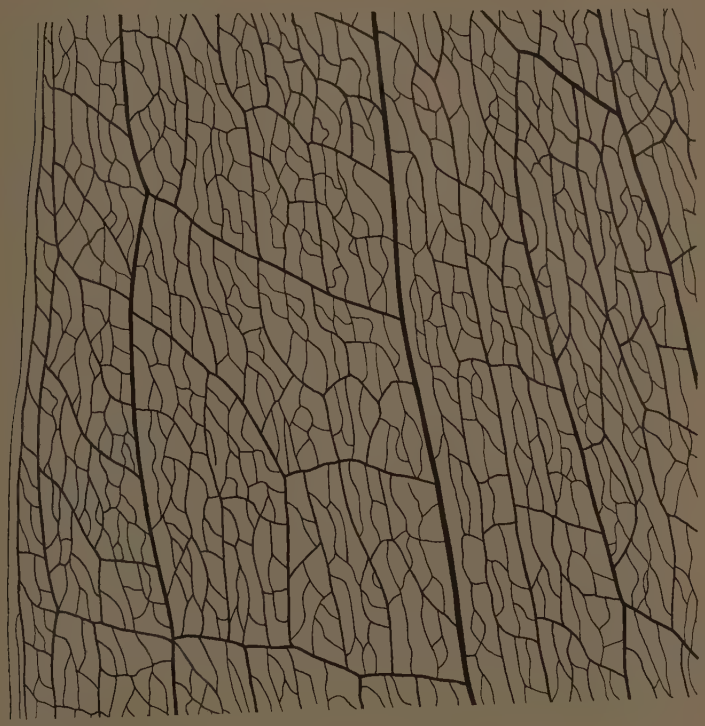


Fig. 29. Symplocarpus foetidus. Teil der feineren Nervatur. Vergr. 4,5.

großen Feld vier oder noch mehr kleinere entstehen (Fig. 30d). Die so entstandenen kleineren Felder sind wieder in gleicher Weise untergeteilt. In der Fig. 29 sind diese Arten der Teilung zum Teil deutlich zu erkennen. Die feinsten Nervenverzweigungen innerhalb der Felder erstrecken sich auch hier vorwiegend in der Längsrichtung.

Innerhalb des feinsten Nervennetzes kommen gelegentlich freie Endigungen vor, ebenso Nervenüberkreuzungen, wenn auch selten.

In Blattscheide und Blattstiel (Fig. 28b) ist die Gefäßbündelverteilung regelmäßig und stimmt mit der bei Orontium überein.

Die ganze Blattnervatur von Symplocarpus foetidus scheint von der der bisher behandelten Arten stärker abzuweichen. Sie gehört jedoch im wesentlichen zu demselben Typ wie Aglaonema. Bei diesem wie bei Symplocarpus haben wir primäre Längsnerven, die nach der Spitze hin gehen. Sie werden in ihrem apikalen Teil durch Queranastomosen verbunden, während basalwärts Längsnerven höherer Ordnung an ihre Stelle treten. Je näher man dem Rand kommt, um so weiter gehen die Anastomosen basalwärts. Der Unterschied ist nur, daß bei Symplocarpus die Zahl der primären und erst recht der sekundären Längsnerven viel geringer ist. Da infolgedessen der Abstand der Längsnerven voneinander ein größerer ist, so gewinnen die Querverbindungen an Bedeutung. Aus diesen Gründen sind die durch die Queranastomosen abgegrenzten Felder viel größer als beim Aglaonematyp und darum geht hier die Unterteilung viel weiter als dort.

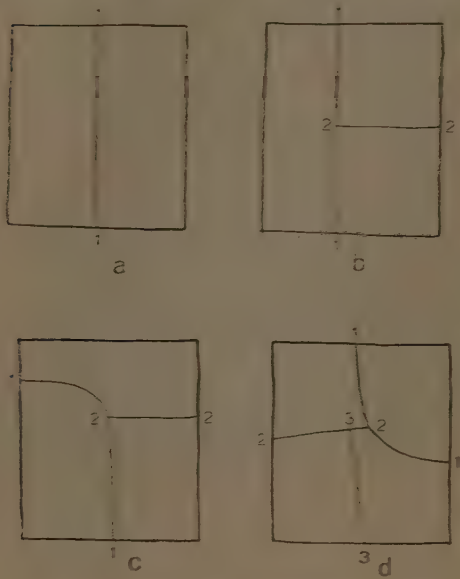


Fig. 30. Schema der Felderteilung. Vergr.

Von

Lysichiton Kamtschatkensis Schott.

stand mir nur Herbarmaterial zu Gebote. Die Blattform ist ungefähr die gleiche wie bei Symplocarpus. Die primären Längsnerven verlaufen ähnlich wie dort. Die Felder zwischen ihnen sind durch sehr regelmäßig aufeinanderfolgende Quer- und Längsteilungen in rechtem Winkel in Quadrate und Rechtecke zerlegt, die wieder in gleicher Weise in kleinere Rechtecke geteilt werden. So gewinnt die Nervatur ein sehr regelmäßiges Aussehen.

In der Unterfamilie der Monsteroideen gibt es ebenfalls eine Anzahl von Gattungen, deren Blattnervatur mit der von Aglaonema übereinstimmt. Dazu gehört

Stenospermatium.

Bei der von mir untersuchten Pflanze handelt es sich wahrscheinlich um Stenospermatium popayanense Schott. Die Längsnerven treten in sehr spitzem Winkel aus der Mittelrippe heraus und laufen am Rand allmählich zusammen. Die feinere Nervatur ist hier schwer zu verfolgen wegen der äußerst zahlreichen fadenförmigen Spikularzellen, die die ganze Blattspreite der Länge nach durchziehen. Ihr Verlauf ist in Fig. 31 dargestellt. Es ist deutlich der Ansatz der Längsnerven höherer Ordnung an die älteren Längsnerven zu sehen. Die Queranastomosen sind meist durch feine Gefäßbündel in der Längsrichtung miteinander verbunden. Unter diesen kommen gelegentlich freie Nervenendigungen vor; jedoch ist es nicht ausgeschlossen, daß hier nur eine Schädigung durch die Art der Präparation vorliegt, da erst durch Kochen mit Kalilauge die Epidermis abgelöst und mit einem weichen Pinsel die Spikularzellen entfernt werden mußten.

Fig. 31. Stenospermatium spec. Teil der feineren Nervatur. Vergr. 6.

Die Leitbündelverteilung in Blattscheide und Blattstiel erinnert ebenfalls an Aglaonema. Bereits beim Austritt aus der Sproßachse sind sie nicht in einer Reihe angeordnet.

Über das Vorkommen von inversen Leitbündeln gilt auch hier, was bereits bei Aglaonema und Philodendron gesagt wurde.

Spathiphyllum.

Bei Spathiphyllum cannifolium Schott ist die Blattform lanzettlich. Die Blattnervatur gleicht derjenigen von Aglaonema. Aus der Mittelrippe treten bei den größeren Blättern beiderseits etwa 6—7 primäre

Längsnerven in sehr spitzem Winkel aus, die am Rand einen sympodialen Randnerv bilden. Die Längsnerven dritter und höherer Ordnung münden bereits unterhalb des Randes in die älteren Längsnerven ein. Fig. 32 zeigt ein Stück der Nervatur stärker vergrößert. Die feinere Nervatur zwischen den Queranastomosen erstreckt sich überwiegend in der Längsrichtung. Freie Nervenendigungen sind selten zu finden.

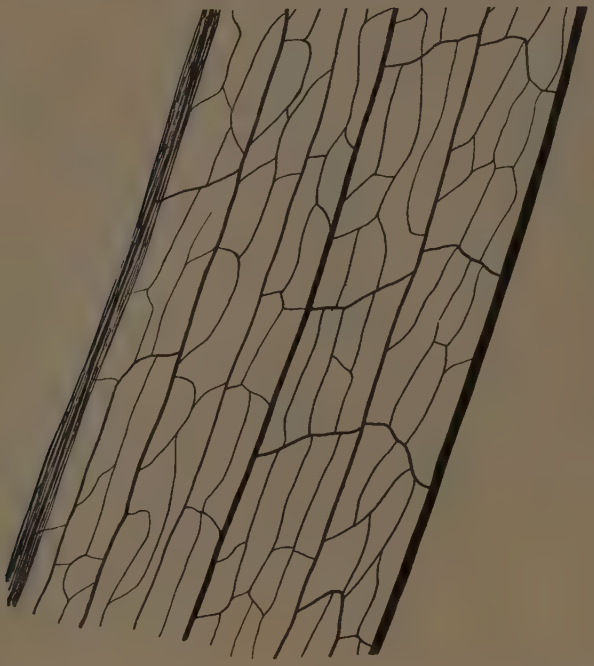


Fig. 32. Spathiphyllum cannifolium. Teil der feineren Nervatur zwischen einem primären und sekundären Längsnerv. Vergr. 6.

Im Blattstiel (Fig. 33) finden wir wieder die regelmäßige Anordnung in Kreisen. Beim Übergang in die Mittelrippe öffnen sich diese Kreise und es tritt ein Gefäßbündel nach dem anderen in die Spreite hinaus, wobei sich, wie bei den anderen Arten die mittleren Leitbündel mehrfach teilen.

Keimpflanzen standen nicht zur Verfügung. Die ersten Blätter von Seitentrieben stimmen völlig mit den späteren Blättern überein, nur die Zahl der Längsnerven ist geringer.

Die gleiche Nervatur haben auch die anderen Spathiphyllumarten. Unter ihnen wurde noch Spathiphyllum cochlearispathum Engl. untersucht. Die Blattspreite ist hier langgestreckt; oben ist sie zugespitzt und unten geht sie allmählich in den Stiel über. In der Nähe der Spitze treten die Längsnerven unter sehr spitzem Winkel aus der Mittelrippe heraus. Bei den basalwärts folgenden Nerven jedoch wird der Austrittswinkel immer größer und steigt rasch bis etwa 80 Grad. Erst in der Nähe des Randes machen sie einen Bogen nach der Spitze zu. Fig. 34 zeigt die feinere Nervatur. Die Queranastomosen treten in ziemlich gleichen Abständen auf. Die feineren Ge-

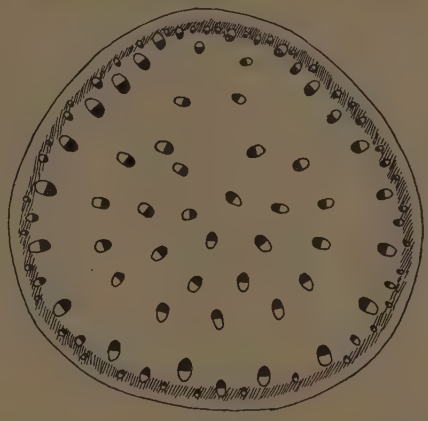


Fig. 33. Spathiphyllum cannifolium. Querschnitt durch den Blattstiel. Das Sklerenchymgewebe schraffiert. Vergr. 6.

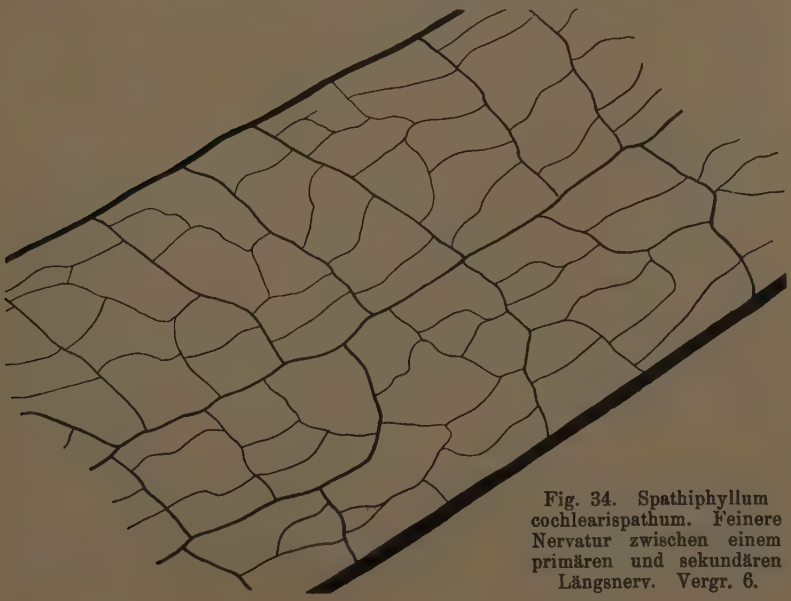


Fig. 34. Spathiphyllum cochlearispathum. Feinere Nervatur zwischen einem primären und sekundären Längsnerv. Vergr. 6.

fäßbündel zwischen ihnen verlaufen vorwiegend in der Längsrichtung, es kommen aber häufig unregelmäßige Krümmungen vor.

Um Jugendblätter zu bekommen, wurden Rhizome zerschnitten und die Stücke eingepflanzt. Die Jugendblätter gleichen in Form und Nervatur mehr den Blättern von Spath. cannifolium. Es erscheinen zuerst Niederblätter, von welchen zahlreiche Übergänge zu den Laubblättern hinführen. Fig. 35 stellt zwei solche Übergangsblätter dar, die eine große Blattscheide besitzen, während die Blattspreite noch klein und der Stiel nur angedeutet ist. Die Nervatur stimmt überein mit der Nervatur an der Spitze der Folgeblätter. Die Zahl der primären Längsnerven ist noch gering. Bei den folgenden Blättern entwickelt sich die Spreite immer stärker basalwärts, es kommen dort immer mehr Primärnerven hinzu, die mit immer größerem Winkel in die Spreite hinaustreten.

Fig. 35. Spathiphyllum chochlearispathum. Übergänge zwischen Niederblatt und Laubblatt. Natürl. Gr.

Die Abweichung des „fiedernervigen" Blattes bei Spathiphyllum cochlearispathum von der Blattnervatur der anderen Spathiphyllumarten ist also nur eine unwesentliche.

Eine einfache Nervatur besitzen auch einige Vertreter aus der Unterfamilie der Aroideae. Hierher gehört die Gattung

Cryptocoryne.

Untersucht wurde Cryptocoryne Nevillei Trimen. Fig. 36 zeigt eines der ersten Blätter eines jungen Triebes. Das Blatt ist eine Übergangsform zwischen Niederblatt und Laubblatt. Von der Blattscheide ist in der Figur nur das oberste Stück wiedergegeben. Die Spreite zeigt nur Längsnerven und Queranastomosen. Beiderseits vom Mediannerv hat sich je ein sekundäres Leitbündel gebildet (*s*); sie laufen parallel zu *a* in die Spreite und münden dort in den nächsten Längsnerv oder in eine Querverbindung. In den folgenden Blättern vollzieht sich die Umbildung zum Folgeblatt. Blattstiel und Blattspreite strecken sich in die Länge. Zwischen den Queranastomosen erscheinen feine längsgerichtete Bündel in immer größerer Zahl.

Im Folgeblatt wird zunächst eine sehr große Vorläuferspitze entwickelt, die später abstirbt und verloren geht (Fig. 37). Die Entwicklung der Leitbündel erfolgt in der gewöhnlichen Reihenfolge. Da die Blatt-

lamina gleichmäßig schwach in die Breite und stark in die Länge wächst, treten die seitlichen Längsnerven schon am oberen Ende des Blattstiels in die Spreite hinaus und gehen in sehr flachem Bogen in die Vorläuferspitze, wo sie sich mit dem Mittelnerv vereinigen (Fig. 37). Eine deutlich ausgeprägte Mittelrippe wird nicht gebildet. Der Mediannerv differenziert sich zuerst in Holz- und Siebteil. In der Vorläuferspitze und in deren Nähe eilt das Gewebe in der Entwicklung weit voraus. Hier entsteht frühzeitig ein sehr dichtes Leitbündelnetz. Von da aus schreitet die Bildung von Tracheiden in den seitlichen Primärnerven basalwärts fort. Gleichzeitig vollzieht sich aber die Differenzierung auch von unten herauf nach der Spitze zu. Im untersten Teil der Blattscheide zweigen von den beiden ersten seitlichen Primärbündeln (*b*) zwei Sekundärbündel ab. Sie ziehen unmittelbar neben dem Mediannerv parallel in die Blattspreite hinauf und in deren oberem Teil münden sie entweder in einem Bogen in den Längsnerv *b* oder in eine Querverbindung, die zum Längsnerv *b* führt (Fig. 37). Unterdessen wurden zwischen den Längsnerven von der Spitze nach unten fortschreitende Querverbindungen gebildet. Bei ihrer Anlage sind sie ungefähr rechtwinklig. Später nehmen sie eine mehr schräge Richtung an. Zwischen den Querverbindungen werden alsbald feinere Leitbündel angelegt, die wieder in den Längsnerven ungefähr parallel gerichtet sind. Fig. 38 zeigt einen Teil dieser Nervatur von einem ausgewachsenen

Fig. 36. Cryptocoryne Nevillei. Übergang vom Niederzum Laubblatt. *a, b, c* = Primärnerven, *S* = Sekundärnerven. Vergr. 10,5.

Fig. 37. Cryptocoryne Nevillei. Junges Blatt. *s* = Sekundärnerv, *a, b, c, d* = Primärnerven, *V. S.* = Vorläuferspitze. Die Nervenanlagen punktiert. Vergr. 6.

Blatt. Dort, wo die Querverbindungen einen größeren Abstand voneinander haben, werden innerhalb der feineren Nervatur noch sekundäre Querverbindungen eingeschoben. Bemerkenswert ist in Fig. 38, daß die primären Querverbindungen ohne Ausnahme über die beiden sekundären Längsnerven hinweggehen, ohne mit ihnen in Verbindung zu treten, und in den Mediannerv einmünden. Die gesamte feinere Nervatur dagegen tritt in Verbindung mit den sekundären Längs-

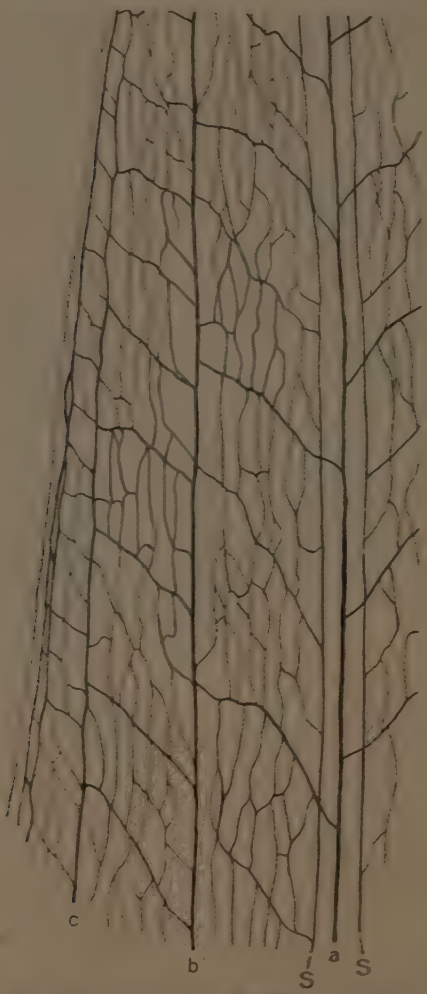


Fig. 38. Cryptocoryne Nevillei. Feine Nervatur. *a*, *b*, *c* = primäre Längsnerven; *S* = sekundäre Längsnerven. Gelegentlich kommen freie Nervenendigungen vor. Vergr. 6.

Fig. 39. Cryptocoryne Nevillei. Querschnitt durch den Blattstiel. Vergr. 10,5.

nerven und gelangt nicht bis zum Mediannerv. Der Grund dafür dürfte sein, daß zu der Zeit, als die feinere Nervatur angelegt wurde, der Mediannerv und das ihn umgebende Gewebe die Entwicklung bereits abgeschlossen hatte und nur noch am Streckenwachstum sich beteiligen konnte.

Ein Querschnitt durch Blattscheide und Blattstiel ergibt ein sehr einfaches Bild. Der Blattstiel (Fig. 39) hat auf seiner Oberseite eine Furche. Die primären Gefäßbündel sind in einem einfachen Halbkreis angeordnet,

nur die beiden kleinen sekundären Bündel stehen außerhalb der Reihe nach der Unterseite zu.

Die übrigen Arten, die an Herbarmaterial verglichen wurden, haben die gleiche Nervatur, die nur durch andere Blattform manchmal in ihrem Verlauf modifiziert ist.

Ambrosinia Bassii L.

unterscheidet sich im Aufbau der Blattnervatur wenig von Cryptocoryne. Das Blatt ist hier oval bis elliptisch. In Fig. 40 ist eine Übersicht über die Nervatur des Blattes dargestellt. Neben dem Mediannerv sind wie bei Cryptocoryne beiderseits einige primäre seitliche Längsnerven entwickelt, die vom Grunde der Blattspreite aus in einem flachen Bogen zur Spitze laufen. Auch hier fehlen die beiden neben dem Mediannerv herlaufenden sekundären Längsnerven nicht. Zwischen den Primärnerven bilden sich Querverbindungen, die besonders in der Nähe des Blattrandes regelmäßig und ziemlich rechtwinklig sind. Da in der Mitte der Zwischenraum zwischen dem Mediannerv und dem nächsten Primärnerv ziemlich groß ist, weicht hier die Nervatur von ihrer regelmäßigen Anordnung häufig ab. Die Querverbindungen werden nach der Basis der Spreite zu immer schräger und schließlich münden die unteren nicht mehr in den Mediannerv ein, sondern laufen parallel zu ihm in den Blattstiel hinab. Die Querverbindungen gehen also basalwärts in Längsnerven über. Ähnlich wie bei Cryptocoryne überkreuzen die Querverbindungen die sekundären Längsnerven neben dem Mediannerv.

Fig. 40. Ambrosinia Bassii. Übersicht über die Nervatur. $^3/_4$ natürl. Gr.

Die feinere Nervatur (Fig. 41) ist noch einfacher als bei Cryptocoryne. Zwischen den Quernerven breitet sich ein Netz feiner Leitbündel aus, die hauptsächlich in der Längsrichtung verlaufen. Freie Nervenendigungen kommen hier gelegentlich vor.

Im Blattstiel sind die wenigen Leitbündel ebenso angeordnet wie bei Cryptocoryne. Es kommen hier nur ein paar Leitbündel im mitt-

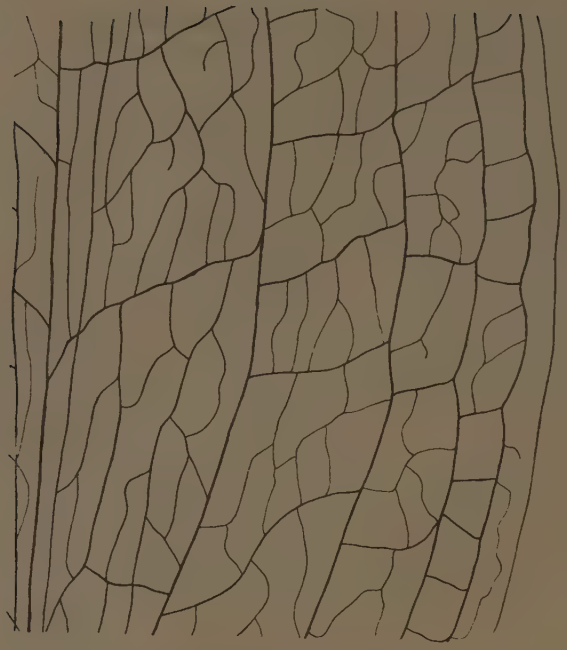


Fig. 41. Ambrosinia Bassii. Teil der feineren Nervatur. Manchmal kommen freie Nervenendigungen vor. Vergr. 4,5.

leren Teil des Blattstiels hinzu. Sie liefern die oben bereits erwähnten Nerven, die im unteren Teil der Spreite zwischen Mediannerv und erstem seitlichen Primärnerv an die Stelle der Querverbindungen treten.

II. Typen mit wesentlich netzförmiger, dikotylenähnlicher Blattnervatur

Zu dieser zweiten Gruppe gehören vor allem die

Anthurien.

Die Gattung Anthurium ist außerordentlich artenreich. Engler gibt weit über 500 Arten an. Die Blattform ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Ebenso verschieden ist auch die Blattnervatur. Aber alle Formen der Nervatur lassen sich ableiten von einem Grundtyp, dessen Abänderungen auf die verschiedene Blattform und Wachstumsverteilung zurückzuführen sind. Hier mögen einige Vertreter der verschiedenen Formen besprochen werden.

Anthurium ellipticum C. Koch et Bouché.

Fig. 42 stellt ein Primärblatt dar, das noch nicht ganz fertig entwickelt ist: aber auch im vollentwickelten Primärblatt ist die Nervatur nicht weiter ausgestaltet. Die erst angelegten Nerven sind punktiert, die übrigen ausgezogen. Die Nervatur ist sehr einfach. Zu beiden Seiten des Mediannervs *a* ist je ein primärer Längsnerv *b*; er biegt am Grund der Blattspreite aus und geht bogenförmig zur Spitze, wo er sich mit dem Mittelnerv vereinigt. Vom Mittelnerv *a* zweigen nach beiden Seiten einige Äste ab, die als Querverbindungen in etwas schräger Richtung zum seitlichen Primärnerv *b* gehen. Die Felder zwischen ihnen sind besonders im basalen Teil der Spreite nochmals in einfacher Weise geteilt. Nach dem Rand zu ist auf jeder Seite noch ein zweiter seitlicher Längsnerv angedeutet. Er setzt sich hier aus ein paar Ästen des Längsnervs *b* zusammen, die sich in der Längsrichtung aneinanderreihen und mit *b* durch einige Queranastomosen verbunden sind. Bei den folgenden Blättern tritt an seine Stelle ein wirklicher primärer Längsnerv, der selbständig durch Blattstiel und Blattscheide hinunter geht. Ebenso einfach ist der Verlauf im Blattstiel. Der Fortschritt bei den späteren Blättern besteht darin, daß die Spreite sich basalwärts immer mehr entwickelt und länger wird und daß an der Basis immer neue primäre Längsnerven hinzukommen.

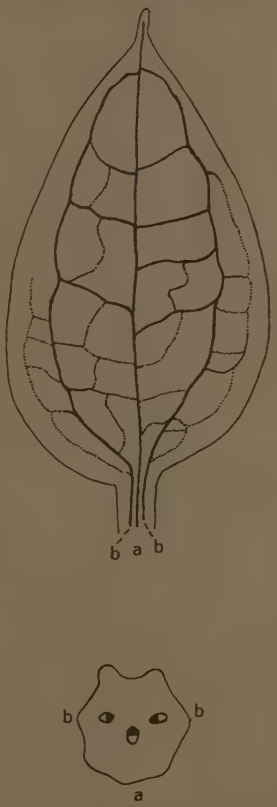


Fig. 42. Anthurium ellipticum. Primärblatt. *a*, *b* = Primärnerven. Vergr. 6,75.

Ein junges Entwicklungsstadium eines späteren Blattes sehen wir in Fig. 43. Hier ist das Blatt bereits ziemlich langgestreckt. Es sind nur diejenigen Leitbündel eingezeichnet, die bereits Tracheidenketten ausgebildet haben. Nur in wenigen Ausnahmefällen sind Leitbündelanlagen punktiert dargestellt. Desgleichen sind der größeren Übersichtlichkeit halber die Längsnerven nicht bis unten durchgezeichnet, sondern nur bis zur Mittelrippe und so weit sie an Verzweigungen teilhaben.

In dem abgebildeten Blatt sind eine Anzahl Längsnerven ausgebildet. Die seitlichen Längsnerven treten der Reihe nach aus der Mittelrippe heraus und gehen in sehr flachem Bogen der Spitze zu. Am Rand gehen sie in sehr spitzem Winkel allmählich ineinander über. Das Feld zwischen den Nerven *a* und *b* wird im oberen Teil gegliedert durch Quernerven, die in spitzem Winkel von *a* abzweigen und in *b* münden. Im unteren Teil des Feldes aber gehen sie nicht mehr vom Mittelnerv *a* aus, sondern laufen parallel zu ihm in der Mittelrippe herab; dort vereinigen sich mehrere zu einem einzigen Leitbündel, das selbständig durch Blattstiel und Blattscheide herunterzieht. Diese Nerven im unteren Teil des Feldes sind sekundäre Längsnerven. Manche von ihnen gehen auch nicht selbständig durch den Stiel, sondern münden unten in einen primären Längsnerv ein. Das gleiche wiederholt sich zwischen den Längsnerven *b* und *c* und nochmals zwischen *c* und *d*. Aber die Querverbindungen reichen nach dem Rande zu immer weiter zur Basis der Blattspreite hinab (vgl. z. B. Symplocarpus, Fig. 28a). Im Blattstiel (Fig. 43) ist noch die Anordnung der Leitbündel in Halbkreise deutlich erkennbar. Die Leitbündel, die in der mittleren Region sich befinden, bilden durch Verzweigung die sekundären Längsnerven.

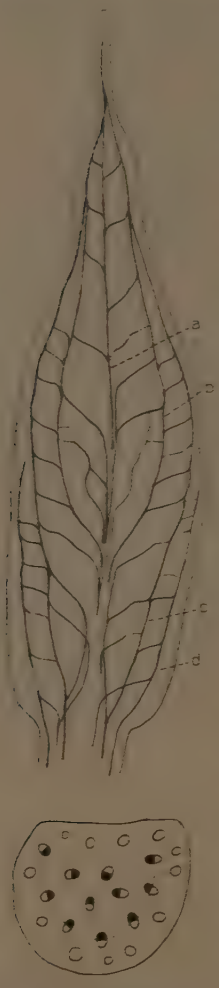


Fig. 43. Anthurium ellipticum. Junges Stadium eines Folgeblattes, *a*, *b*, *c*, *d* = Primärnerven. Vergr. 4,5; Vergr. des Querschnitts durch den Blattstiel 13.

Das fertig entwickelte Blatt hat die Gestalt und Nervatur, wie in Fig. 44a. Diese Figur gibt ein ausgewachsenes Blatt einer etwa zweijährigen Pflanze wieder. In Form und Nervatur stimmt es mit den Blättern älterer Pflanzen überein. Aber letztere werden noch bedeutend größer. Es kommen basalwärts immer neue primäre Längsnerven hinzu, die in immer spitzerem Winkel aus der Mittelrippe austreten, da das Breitenwachstum der Blattspreite nach der Basis abnimmt.

Die Nervatur ist die gleiche wie in Fig. 43. Der Raum zwischen den Längs- und Quernerven wird in verschiedener Weise abgeteilt. An den Stellen des Blattes, wo sich sekundäre Längsnerven befinden, treten zwischen ihnen oft Längsnerven dritter oder höherer Ordnung auf, die zu den

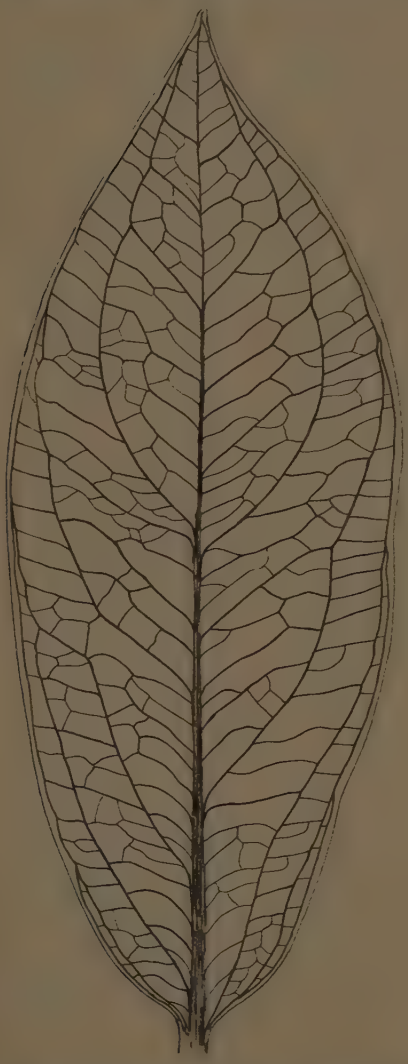


Fig. 44a. Anthurium ellipticum. Übersicht über die Nervatur bei einem ausgewachsenen Blatt einer zweijährigen Pflanze. $^2/_3$ natürl. Gr.

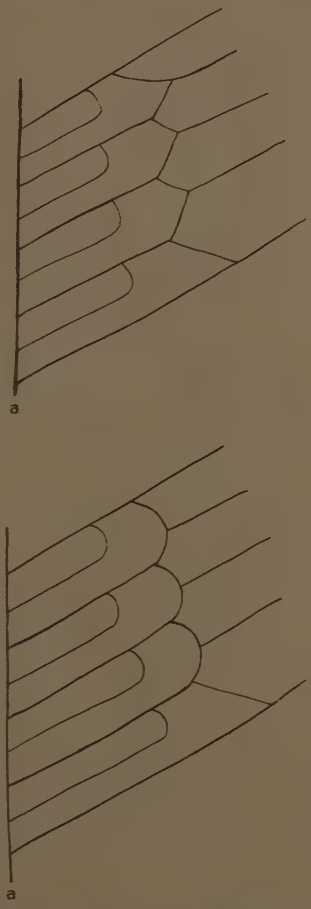


Fig. 44b. Anthurium ellipticum. Schema der Quernerven zwischen den mittleren Längsnerven *a* und *b*.

Sekundärnerven parallel oder in spitzem Winkel verlaufen und meist in einem Bogen in die älteren Längsnerven einmünden. Ihr Ursprung ist der gleiche wie bei den früher behandelten Formen mit Bogennervatur; sie zweigen gewöhnlich in der Mittelrippe oder erst in der Spreite von den übergeordneten Längsnerven ab. Aber ihr Verlauf in der Spreite ist meist nicht so regelmäßig wie bei jenen.

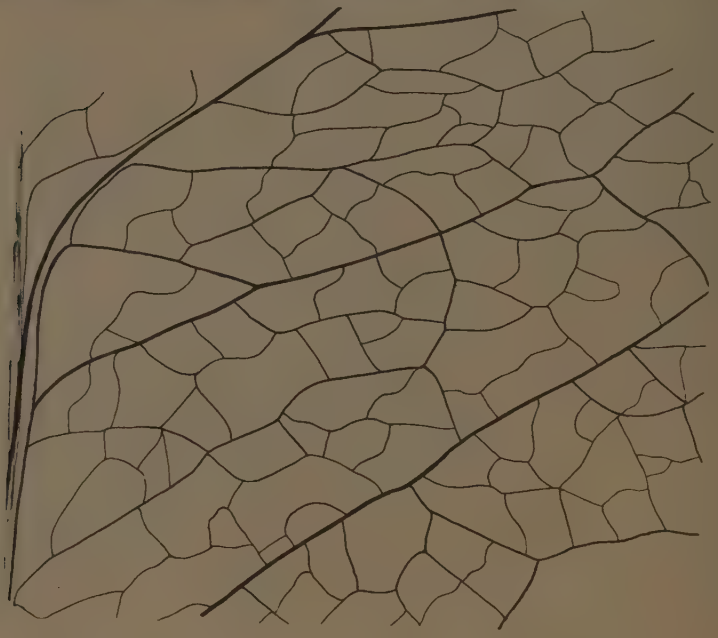


Fig. 45. Anthurium ellipticum. Feinere Nervatur von Fig. 44a. Vergr. 4,5.

Zwischen Mediannerv und erstem seitlichen Längsnerv findet sich noch eine andere Art der Teilung. Es treten zwischen den Quernerven parallel zu ihnen in gleichem Abstand voneinander ein paar Nerven aus der Mittelrippe heraus. Etwa in der Mitte des Feldes biegen sie um und münden ineinander ein, während ihre Richtung bis zum seitlichen Längsnerv fortgesetzt wird durch einen Nerv, der am Bogen ansetzt (Schema, Fig. 44b).

Die durch solche Teilung entstandenen Felder werden wieder abgeteilt durch feinere Gefäßbündel. Fig. 45 stellt ein Stück der feineren Nervatur in der Nähe der Mittelrippe dar. Der Verlauf der feinen

Leitbündel ist ziemlich unregelmäßig. Es ist häufig zu erkennen, daß sie sich rechtwinklig an die anderen Nerven ansetzen, wenn auch nur sehr angenähert. In jüngeren Entwicklungsstadien tritt das deutlicher zutage als im fertigen Blatt, wo durch Wachstumsvorgänge die Richtung oft verschoben ist. Am Rand, wo die Längsnerven nahe zusammentreten, gestaltet sich auch die feine Nervatur einfacher. Dagegen ist wenig zu erkennen von dem Prinzip der Teilung in Felder kleinsten Umfangs, das W. Schuster für die Nervatur der Dikotylen aufgestellt hat. Die Felder haben die verschiedenste Form, die sich oft sehr weit von Flächen kleinsten Umfangs entfernt. Auch ihre Größe wechselt sehr stark. Besonders in der Nähe der Hauptnerven sind sie meist größer als in den übrigen Teilen des Blattes. Dies beruht zum Teil darauf, daß die größeren Felder in ungleiche Teile zerlegt werden. Auch unterbleiben hier die letzten Teilungen, vielleicht deshalb, weil das den Hauptnerven benachbarte Gewebe im Wachstum voraus ist und die Entwicklung abschließt, bevor noch die letzten Leitbündel angelegt werden.

Das Primärblatt von

Anthurium Martianum C. Koch et Kolb

stimmt mit dem von Anth. ellipticum überein. Die späteren Blätter bilden sich, ebenso wie dort, weiter aus, indem sich die Spreite basalwärts immer weiter entwickelt und in der gleichen Richtung neue Längsnerven hinzukommen.

Das in Fig. 46 dargestellte Stadium eines Folgeblattes ist bereits ziemlich weit entwickelt. Hier sind nur diejenigen Leitbündel gezeichnet, die bereits eine Kette von Tracheiden gebildet haben. Nur in wenigen Fällen wurden Anlagen von Leitbündeln punktiert dargestellt. Der Übersichtlichkeit halber sind die

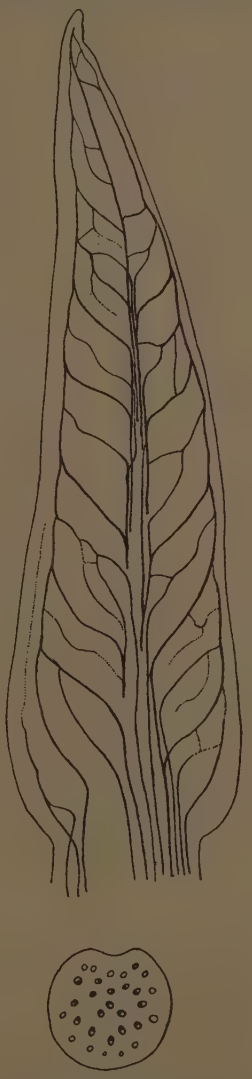


Fig. 46. Anthurium Martianum. Junges Blatt einer zweijährigen Pflanze. Vergr. 6.

Längsbündel nur bis zur Mittelrippe und nur so weit herabgezeichnet, als sie sich verzweigen. Es sind eine Anzahl von primären und sekundären Längsnerven ausgebildet, die selbständig durch Blattstiel und Blattscheide hinunter gehen. Die Sekundärnerven verzweigen sich vielfach und geben

Fig. 47. Anthurium Martianum. Teil der feinen Nervatur. Vergr. 6.

Äste in die Blattspreite ab. Manche sekundäre Längsnerven entstehen auch von Primärnerven. Das alles stimmt mit Anth. ellipticum überein. Aber die Richtung der Nerven in der Blattspreite ist eine andere. Sie verlaufen ziemlich geradlinig oder in einem flachen Bogen aus der Mittelrippe zum Rand, wo sie einen sympodialen Randnerv bilden. Daher zeigen die Folgeblätter Fiedernervatur. Die Sekundärnerven sind den primären in der Spreite ungefähr parallel und münden ebenfalls in den Rand-

nerv hier liegen noch innerhalb des Randes in den nächstoberen Längsnerv ein. Vom Randnerv in gemeinsamen Abstand nach innen erscheint etwas später noch ein zweiter Randnerv. Er wird gebildet durch den dritten primären Längsnerv, der an der Basis der Spreite herauskommt und dem Rand entlang selbständig verläuft. Nach der Spitze zu besteht er jedoch aus Ästen des inneren Randnervs, die sich in der Längsrichtung aneinanderreihen.

Die feinen Nervenverzweigungen der ausgewachsenen Flügel zeigt Fig. 47. Von den beiden Längsnerven, die von der Mittelrippe zum Rand ziehen, zweigen zahlreiche reihenweise Äste ab, die etwa in der Mitte des Flügels miteinander und einen sympodialen Nerv bilden, der in Zickzacklinie zum Rand geht. In seinem Teil der Randspreite jedoch, in der Nähe der Mittelrippe, ist der Verlauf etwas abweichend. Von der Mittelrippe aus gehen an zwei Nerven den Längsnerven ungefähr parallel und erst weiter außen ziehen sie sich der dort herrschenden Richtung entsprechend nach. Nicht nur bei Arch. Marianum, sondern bei allen Archiven mit lamellöser Flügelnervatur herrscht innerhalb der Fächer zwischen primären sekundären Längsnerven in der Nähe der Mittelrippe die Längsrunzelung, i. e. die Faltung zum Rand hin vor, während weiter außen die Querrunzelung hervortritt und die Längsrunzelung nur noch durch einen oder wenige größere Nerven vertreten wird (vgl. auch Arch. Vasseli). Auf die soeben beschriebene Weise entsteht eine Anzahl ungefähr rechteckiger oder quadratischer Felder von oft sehr regelmäßiger Größe. Größere ungegrenzte Felder werden normaler Weise nur durch Bildung eines sympodialen Längsnervs. Dann werden diese Flächen wieder unregelmäßig durch feinere Nerven. Die basalen Lamellen sind in ihrem Verlauf sehr unregelmäßig. Sonst gilt hier das Gleiche, was schon bei Arch. allgemein gesagt wurde.

Weiter wurde

Archurium Grossmi Rüssing.

aus Sarawak untersucht. Diese Art stellt eine neue Form der Archurienflügel dar. Sie läßt sich in die Nervatur von Arch. allgemein einfügen. Der Unterschied ist nur, daß bei Arch. Grossmi das Flächenwachstum in der Spreite basalwärts schwächer ist. So kommt es zur Bildung von Randfeldern, die Primärnerven sind in ihrer Ausmündestelle in der Basis der Mittelrippe mehr zusammengerückt.

Fig. 48 zeigt ein junges Entwicklungsstadium eines Flügelchens. Die primären Längsnerven treten unter ziemlich großem Winkel in

die Spreite. Jedes nächstjüngere biegt stärker aus in die Blattohren hinein; das jüngste ist erst angelegt. Dem Rand entlang nähern sie sich einander immer mehr, münden dann ineinander und gehen in die Spitze. Der Zwischenraum zwischen dem Mittelnerv und dem ersten seitlichen Primärnerv ist sehr groß. Er wird im oberen Teil des Blattes durch Quernerven abgeteilt. Im unteren Teil treten an deren Stelle sekundäre Längsnerven wie bei Anthurium ellipticum. Weitere Längsnerven höherer Ordnung setzen sich in der Spreite an die Sekundärnerven bogenförmig an, gehen zur Mittelrippe und verhalten sich dort wie die Sekundärnerven. Der Raum zwischen den folgenden äußeren Primärnerven wird wie bei Anth. ellipticum von Querverbindungen abgeteilt. Unten in den Blattohren endlich treten an ihre Stelle

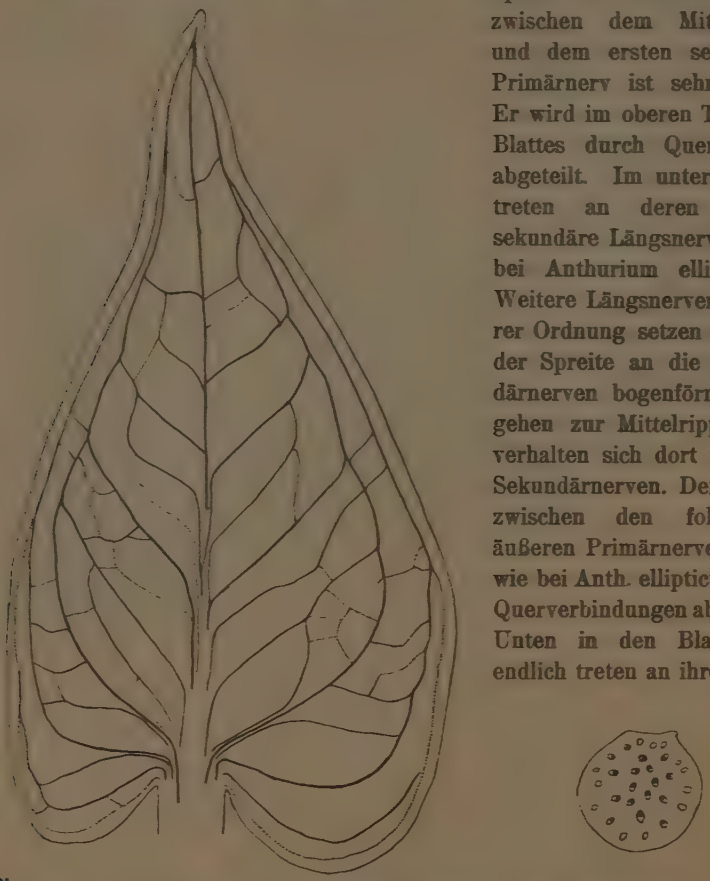


Fig. 48. Anthurium Grusonii. Junges Stadium eines Folgeblattes. Vergr. 6. Vergr. des Querschnittes durch den Stiel 12.

sekundäre Längsnerven. Da aber hier das Flächenwachstum viel größer ist als bei Anth. ellipticum, treten sie viel stärker hervor. Sie laufen gemeinsam mit den primären Längsnerven in die Mittelrippe; so kommen Seitenrippen zustande, die außer dem primären Längsnerven noch andere Gefäßbündel enthalten.

Die Jugendblätter bleiben an Größe weit hinter den Folgeblättern zurück, stimmen aber abgesehen davon, daß wegen der geringen Blattgröße die Teilung durch feine Nerven noch nicht so weit durchgeführt ist, in Form und Nervatur mit ihnen überein.

Eine noch weitergehende Entwicklung zeigt

Anthurium macrolobium ht. Bull.,

ebenfalls eine Gartenform (Anth. leuconeurum × pedato-radiatum).

Die Primärblätter der Keimpflanzen stimmen mit dem Blatt von Anth. Grusonii überein. Blattohren fehlen noch, aber das Blatt ist im unteren Teil stark verbreitert.

Die ersten Folgeblätter stimmen ebenfalls mit den Blättern von Anth. Grusonii überein. Aber das Flächenwachstum an der Basis der

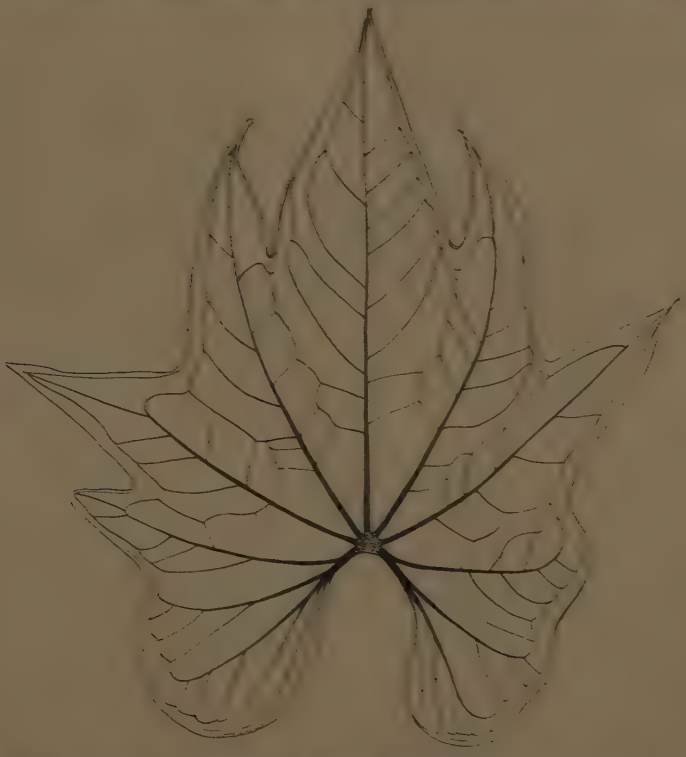


Fig. 49. Anthurium macrolobium. Fertiges Folgeblatt. Die Ausbuchtungen sind im oberen Teil zu spitzen Zähnen geworden, in welche die Hauptnerven starke Äste einsenden. $^1/_4$ natürl. Gr.

Blattspreite ist noch viel größer. Die Blattohren sind stark entwickelt (vgl. Fig. 49). Die Zahl der primären Längsnerven ist größer. Sie treten alle schon am Übergang vom Stiel zur Mittelrippe in die Spreite ein. Diejenigen Nerven, die die Blattohren versorgen, biegen in einer gemeinsamen starken Rippe nach rückwärts und strahlen erst nach ihrem Eintritt in die Blattohren allmählich auseinander.

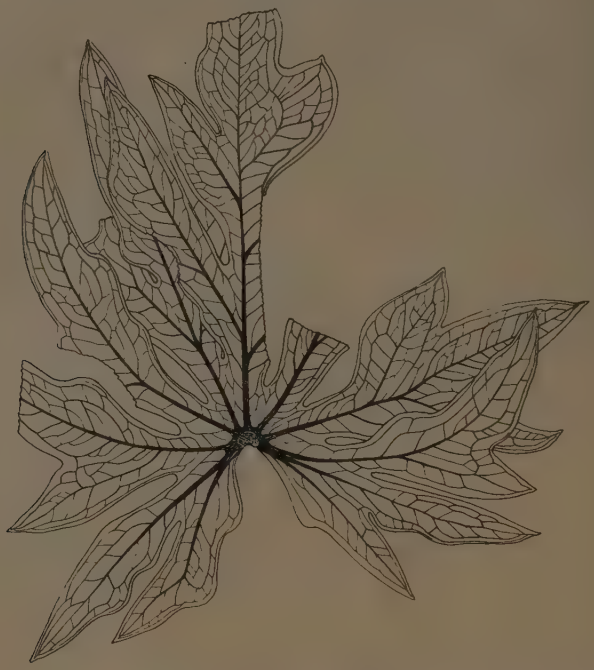


Fig. 50. Anthurium podophyllum. Übersicht über Blattform und Nervatur. $^3/_8$ natürl. Gr.

Bei den folgenden Blättern treten weitere Veränderungen ein. Das Flächenwachstum ist nicht mehr gleichmäßig, es kommen am Rande immer stärkere Ausbuchtungen zustande. Danach richten sich nun die primären Längsnerven, die dem Rand entlang zur Spitze laufen. Fig. 49 stellt ein Blatt dar, welches verschieden weit fortgeschrittene Ausbuchtungen aufweist. Der Primärnerv, der den betreffenden Teil des Blattes versorgt, folgt ebenfalls der Wachstumsrichtung, kehrt in einem mehr oder weniger engen Bogen wieder um und läuft dann weiter dem Rand entlang. Im oberen Teil des Blattes ist das Endstadium

dieser Entwicklung bei Anth. macrolobium erreicht. Die Ausbuchtungen sind hier bereits zu spitzigen Lappen geworden. Die Hauptlängsnerven, die in Blattrippen verlaufen, gehen in diese Lappen ein Stück weit hinein und kehren dann oft in sehr spitzem Winkel um. An der Umbiegungsstelle aber setzt ein kräftiger Nervenast die Richtung seines Hauptnervs in die Spitze des Lappens hinein fort. Diese Nervenäste sind ihrem Ursprung nach Querverbindungen wie die anderen Nerven, die weiter unten von den Seitenrippen abzweigen. Durch die starke Entwicklung dieser Äste entsteht leicht der Eindruck, als ginge der primäre Längsnerv selbst in die Spitze des Lappens.

Bei anderen Anthurien geht dieses ungleiche Wachstum der Spreite noch viel weiter. In dem Fall entstehen dann so vielfach geteilte Blätter wie

Anthurium podophyllum Kunth (Fig. 50).

Hier sind auch die einzelnen Fiedern wieder verzweigt; es kommen alle Übergänge vor von schwachen Ausbuchtungen bis zu Fiedern zweiter Ordnung. Dabei verhalten sich die Nerven zweiter und höherer Ordnung ebenso wie bei Anth. macrolobium die Primärnerven. Primärblätter standen mir von Anth. podophyllum nicht zur Verfügung. Aber vermutlich haben sie eine ähnliche einfache Form und Nervatur wie diejenigen von Anth. macrolobium und wahrscheinlich wären auch bei den darauffolgenden Blättern alle Übergänge zu finden bis zur komplizierten endgültigen Form.

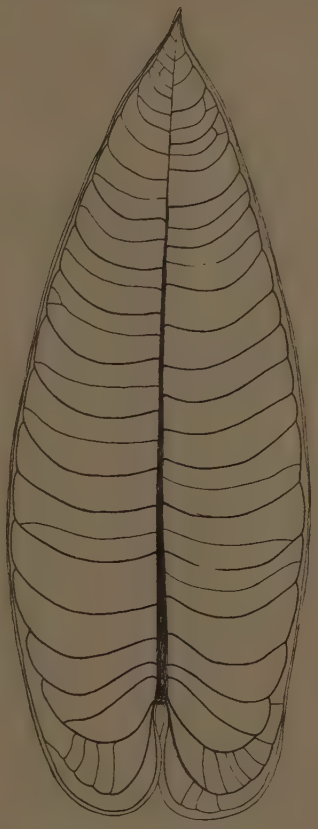


Fig. 51. Anthurium Veitchii. Übersicht über die Blattnervatur. $^1/_2$ natürl. Gr.

Anthurium Veitchii Mast.

besitzt Fiedernervatur wie Anth. Martianum (Fig. 51, Übersicht). Aber die Längsnerven treten in sehr großem Winkel aus der Mittelrippe heraus. Meist biegen sie sogar nach rückwärts. Die Lamina ist zwischen den Hauptnerven infolge des starken Flächenwachstums nach der Blattober-

seite eingestülpt und bildet Furchen. Über die feinere Nervatur gilt hier das gleiche, was bei Anth. Martianum bereits gesagt wurde. Nur geht hier die Teilung viel weiter, da die Felder zwischen den Längsnerven viel größer sind (Fig. 52). An der Basis der Spreite kommt es zur Bildung kräftiger Blattohren. Die jüngsten Längsnerven biegen stark in die Blattohren zurück und die letzten gehen selbständig als

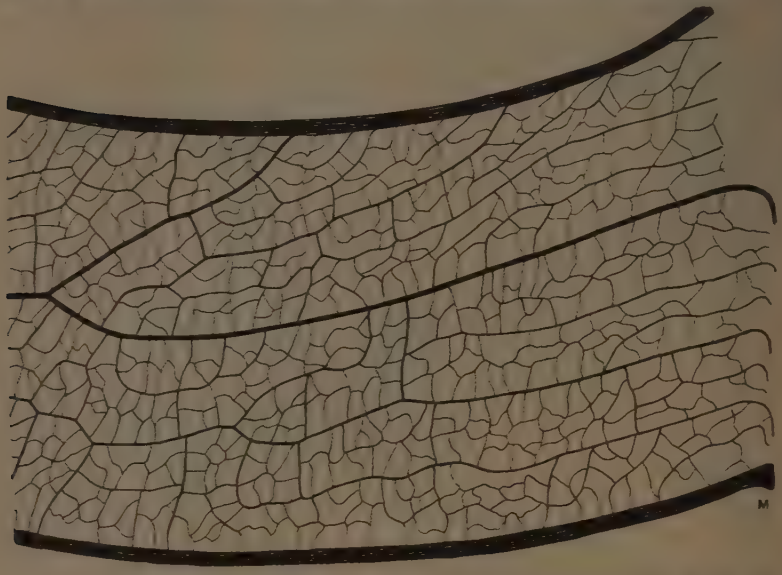


Fig. 52. Anthurium Veitchii. Feinere Nervatur neben der Mittelrippe (*M*). Vergr. 4,5.

zweiter Randnerv nach der Blattspitze zu. In den Blattohren treten auch die Quernerven stärker hervor und stellen sich in die Richtung des stärksten Wachstums ein (vgl. Fig. 51).

Das Blatt von

Anthurium digitatum Kunth

ist handförmig geteilt. Primärblätter konnte ich nicht untersuchen. Diese und die nächstfolgenden Blätter würden wohl erkennen lassen, wie die Gliederung des Blattes zustande kommt. Wahrscheinlich geht sie auf ähnliche Weise vor sich, wie bei dem später zu besprechenden Sauromatum. Die Nervatur der einzelnen Blättchen (Fig. 53, Übersicht) stimmt mit der von Anth. Martianum überein. Auch die feinere Nervatur weist keine Unterschiede auf.

Der Verlauf der Leitbündel in Blattscheide und Blattstiel ist bei allen untersuchten Anthurien gleich.

Der Blattstiel ist gewöhnlich außen von einer Sklerenchymscheide umgeben, in die zahlreiche kleine Leitbündel eingebettet sind. Ferner besitzt noch jedes Leitbündel für sich eine Sklerenchymscheide. Nur in den Gelenkpolstern, die z. B. bei Anth. digitatum am Übergang vom Blattstiel in die Blättchen stark ausgebildet sind, fehlt jegliches Festigungsgewebe, oft auch noch im unteren Teil der Blattscheide.

Beim Austritt aus der Sproßachse in die Blattscheide stehen die Leitbündel manchmal annähernd in einer Reihe. Jedoch bleiben von Anfang an manche außerhalb der Reihe (Anth. Martianum, Fig. 54a). Bei anderen mit verdickter Blattscheide ordnen sich die Hauptteilbündel ungefähr zu einem Kreis, während die kleineren weiter außen zerstreut sind (Anth. Grusonii, Fig. 54b).

Im Blattstiel sind die Leitbündel gewöhnlich in konzentrischen Kreisen oder Halbkreisen angeordnet. Aber wegen der großen Zahl der

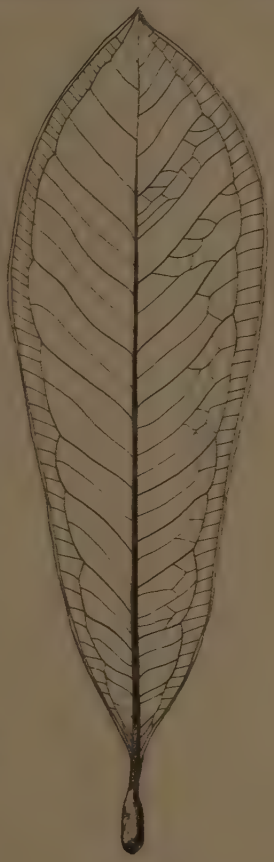


Fig. 53. Anthurium digitatum. Übersicht über die Nervatur eines Blättchen. $^1/_2$ natürl. Gr.

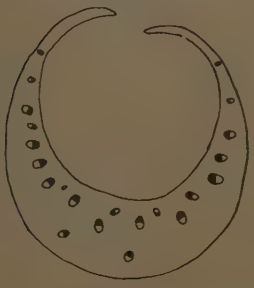


Fig. 54a. Anthurium Martianum. Querschnitt durch die Blattscheide von einem Blatt einer zweijährigen Pflanze. Vergr. 6,75.

Fig. 54b. Anthurium Grusonii. Querschnitt durch den Blattgrund unmittelbar am Austritt aus der Sproßachse. Die Hauptleitbündel sind in einem Kreis angeordnet. Vergr. 12.

Binde ist diese Verbindung vervollständigt durch 2 vordere Tentakelcirren und 2 längere Borstenbündel, so daß noch deutlich 4 Segmente zu erkennen sind (Amm. chiajum. Fig. 4f).

Innere oder quergestellte Lamellen kommen nur in mittleren Teil des Buccalrohrs in geringer Zahl vor. Sie ragen mit ihren Ästen aus der Spaltbasis in diese Lage oder erlauben durch Verwachsung eines Lamellenpaares. Im oberen Teil des Rohrs und in der Mundgegend kehren sie in die normale Lage zurück. Einzelne äußere Lamellen sind oft auch nur Querverbindungen zwischen den größeren Lamellenpaaren (z. B. Pholoe).

Zamoctenes.

Das Buccalrohr von Zamoctenes vestitum Ehlers ist gebaut wie die einzelnen Fiederborsten selbst. In allen Teilen des Rohrs wird die Stütze gespeichert und besonders der untere Teil des Buccalrohrs ist stark aufgeschwollen als Stützapparat. Dort ist auch der Festigungsgewebe vorhanden.

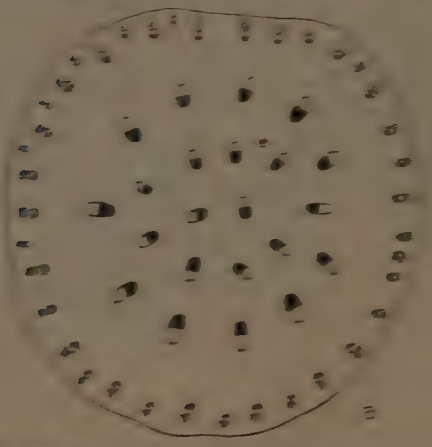


Fig. 10. Zamoctenes vestitum. a Querschnitt durch den Buccalrohr. Die Anordnung der Lamellen in Zusammenhang mit [illegible] b Querschnitt durch den [illegible] Fiederborsten. Vergr. [illegible]

In Buccalrohr sind die Lamellen nur deutlich in

konzentrischen Kreisen angeordnet (Fig. 10a). Der Ansatz der Lamellen und ihrer Äste in die Fiederborsten geschieht in derselben Weise wie bei den anderen Arten mit der Maßgabe, daß wegen der Lamellen des oberen Teiles hinaus einer wegfällt, die an der Umbiegung des Rohrs verlaufen. Fig. 10b zeigt einen Querschnitt durch den Ansatz einer Fiederborstenreihe. Das mittlere Lamellenpaar besteht aus zwei mächtigen Längsästen und über den Mittelnerven der Fiederborsten, die Borsten entsprechen den Längsästen zweier und höherer Ordnung

und ihren Anlagungen. Beim Austritt in die Spreite treten sie mit in die dem Fiederchenrande entsprechende normale Lage. Die Nervatur der Fiederchenanlagen stimmt mit derjenigen der Adultform überein, wie die Fig. 36 zeigt. Auch das feinere Verhalten gleicht dem von Aneimia Mandonii (vgl. Fig. 47).

Da nur Keimpflanzen mir zur Verfügung standen, waren Fiederchenanlagen ungleich, die jener zur Regeneration zu dienen sind. Sie bilden in ihrer Basis eine Knolle, aus der sich später ein junger Sproß entwickelt. Das hier entstandene erste Blatt ist einfacher als die Folgeblätter, aber es hat bereits zwei Fiederchenanlagen. In Fig. 37 ist ein junges Stadium eines solchen Folgeblattes dargestellt. Die Leitbündelanlagen sind punktiert, diejenigen, die bereits Tracheiden entwickelt haben, sind ausgezogen. Die Mediannerven der beiden Blättchen kommen selbständig aus dem Stiel heraus, ebenso

Fig. 36. Lomaria ensifolia. Querschnitt durch die Nervatur eines Fiederchens. $^{1}/_{1}$ nat. Gr.

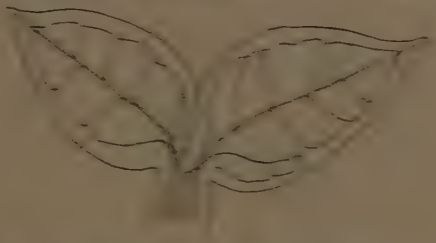


Fig. 37. Lomaria ensifolia. Frühes Stadium eines Folgeblattes. Die bereits differenzierten Nerven sind ausgezogen, die übrigen sind punktiert. Vergr. 4/3.

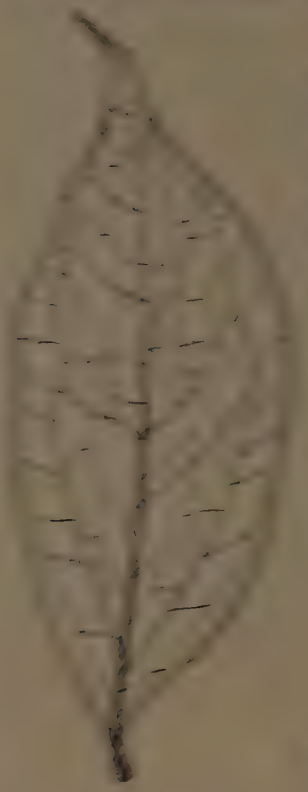
zwei erst schwach ausgebildete seitliche Längsnerven. Ein weiteres Verhalten teilt sich mit seiner beiden Äste in je einen der Seitlichen als seitlichen Längsnerv.

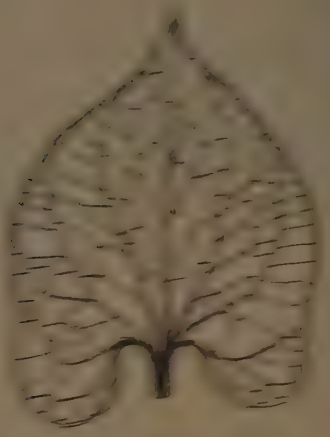
Über das Vorkommen von diversen Verbindungen gilt dasselbe wie bei den Arthrien.

Ähnlich wie bei Lomaria ist auch die Blattnervatur von

Gymnopteris Bolbisi Engl.

Das Blatt ist zwei- bis dreifach gefiedert. Die Blätter der jungen Pflanzen sind einfach gefiedert. Fig. 38 zeigt ein Fiederchenanlagen. Die





Exemplare im linken Flügel weg, kurz vor der Spitze vom Rand zurück und vor eine Verzweigung von ihm gegen die Spitze selbst. Die ganze Nervatur der Blattlappen ist auf diese Spitze hin orientiert, nur weiter oben liegen die Nerven weit am Blattrande zurück.

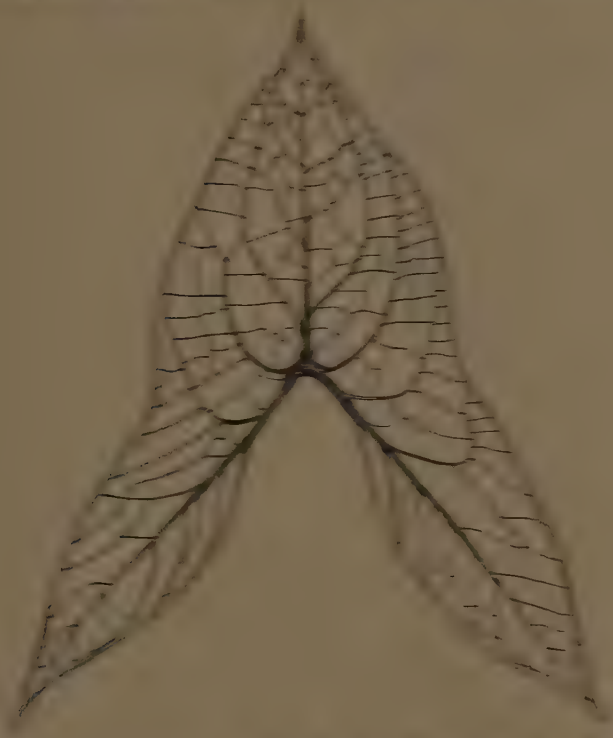


Fig. 46. Juncaginea Jussiaei. Nervatur der Nervatur eines Fruchtblattes, vergr. 16

Die feinere Nervatur zeigt wenig Neues. Dort, wo die primären Längsnerven miteinander annähernd parallel laufen, tritt die netzförmige Verbindung der Nerven sehr stark hervor. In den feinsten Lamellen kommen manchmal freie Endigungen vor.

Fam.

Lasia aculeata Lour.

ist die Nervatur noch komplizierter. Zunächst sind die Nervenverbindungen an einem Blatt eines Sämlings schwer verfolgbar. Die Jugendblätter sind zweiteilig, die Randnerven nehmen nur sehr wenig gegen

Fig. 61 zeigt ein junges Entwicklungsstadium eines solchen Blattes. Die Nervatur folgt dem Anthuriumtyp. Wie aus der Figur zu sehen ist, teilt sich das eine primäre Leitbündel und liefert zwei primäre Längsnerven für die Spreite. Dies tritt bei den Folgeblättern in noch viel stärkerem Maße ein. Zwischen den Längsnerven erstrecken sich in der Nähe der Spitze die schrägen Quernerven, basalwärts treten an ihre Stelle Längsnerven zweiter Ordnung, die ebenfalls meist zum Rand gehen, und solche höherer Ordnungen, die sich an die benachbarten Längsnerven innerhalb des Randes anlegen. Die Primärnerven, die die Blattohren versorgen, endigen in deren Spitze. Sie verstärken sich im fertigen Jugendblatt zu einer Rippe analog der Mittelrippe, in der eine Anzahl Längsnerven höherer Ordnung verlaufen. Die Übergangsblätter bilden am Rand große Zähne mit einer Art von Vorläuferspitzen wie an der Blattspitze selbst. Die primären Längsnerven teilen sich mehrfach. Ihre Äste sind teils Primärnerven, die in die Blattzähne gehen, teils sekundäre Längsnerven. Daneben gibt es aber auch sekundäre Längsnerven, die selbständig aus dem Blattstiel heraufkommen und sich oben mehrfach verzweigen.

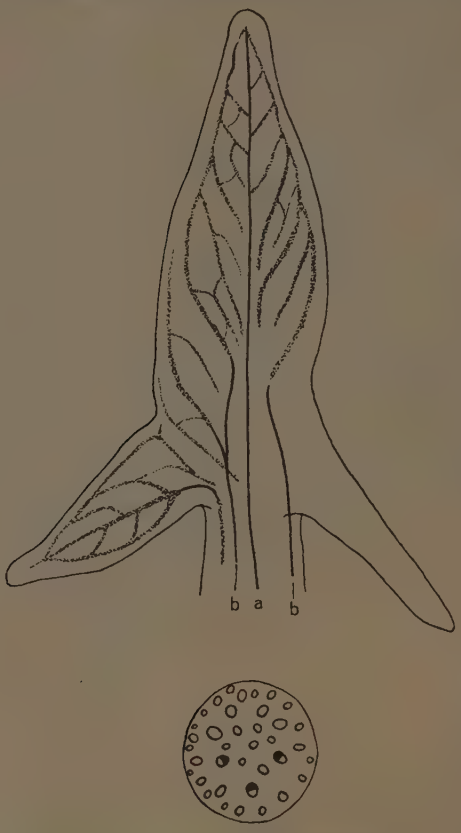


Fig. 61. Lasia aculeata. Junges Stadium eines Jugendblattes. Die Nervenanlagen sind punktiert. Vergr. 10,5.

Fig. 62 stellt ein junges Stadium eines Folgeblattes dar. Die Fiederteilung ist hier vollkommen ausgebildet. Der Nervenverlauf ist der gleiche wie in den Übergangsblättern. Die von den Primärnerven stammenden Mittelnerven der Blattfiedern geben ebenso sekundäre

Nerven in die Blattfläche hinaus ab wie der Mediannerv *a* an der Spitze des Blattes. Außerdem kommen sekundäre Nerven (*s*) selbständig aus dem Blattstiel heraus, die sich nach oben verästeln. Die meisten Zweige der Sekundärnerven bilden mit den Hauptnerven zusammen Seitenrippen, die in die Fiederblättchen hinausgehen (= Mittelrippen der Fiederblättchen). Dort beteiligen sie sich am Aufbau der Längsnervatur. Fig. 63a zeigt eine einzelne Blattfieder, die in der Entwicklung weiter fortgeschritten ist. Die seitlichen Längsnerven zweigen sich zum Teil aus der Mittelrippe des Fiederblättchens ab; die äußeren kommen aus der Mittelrippe des ganzen Blattes (vgl. Fig. 62). Die Längsnerven sind mit der Mittelrippe des Blättchens durch schräge Quernerven verbunden und an diese setzen sich wieder bogige Längsnerven höherer Ordnung an. Die Unterteilung aber geht noch viel weiter. Fig. 63b zeigt ein Schema der weiteren Entwicklung. Die Nervatur ist auf der Entwicklungsstufe von Fig. 63a. Die Unterteilung ist die gleiche wie bei den Anthurien zwischen den Primärnerven. Das innerste Feld, das von der Mittelrippe (der Blattfieder), dem schrägen Quernerv und dem bogigen Längsnerv höherer Ordnung umgrenzt wird, durchziehen ein paar Querverbindungen, die in schräger Richtung verlaufen. Im anschließenden Feld zwischen den beiden bogigen Längsnerven bilden sich im schmäleren oberen Teil ebenfalls gleichgerichtete Quernerven; im unteren Teil treten an deren Stelle Längsnerven höherer Ordnung. Der Raum zwischen den äußeren parallel laufenden Längsnerven wird durch einfache Anastomosen gegliedert. Die so entstehenden Felder haben verschiedene Größe und Form je nach ihrer Lage inner-

Fig. 62. Lasia aculeata. Junges Stadium eines Folgeblattes. Verzweigung der Primär- und Sekundärnerven, *a*, *b*, *c*, *d* = Primärnerven, *s* = Sekundärnerv. Vergr. 3.

halb des Fiederblättchens. Sie werden wieder ähnlich abgeteilt, wie die entsprechenden Felder in der Nervatur der Anthurien. Das Netz, das hier entsteht, ist ziemlich unregelmäßig, aber die Leitbündel verlaufen überwiegend parallel oder ungefähr senkrecht zu den Quernerven. Größere Regelmäßigkeit herrscht nur nach dem Rand zu zwischen den parallel laufenden Längsnerven. Da sind die kleinen Felder in der Mehrzahl rechteckig. Die so entstandenen Felder werden meist nochmal in ähnlicher Weise gegliedert. Hier erinnert die Anordnung der teilenden Nerven oft an die Typen der Felderteilung, die W. Schuster aufgestellt hat (vgl. bei Symplocarpus, Fig. 30). Dann erst folgen die feinsten Nervenverzweigungen (Fig. 64). Hier lassen sich manchmal die gleichen Teilungsregeln erkennen, aber meist ist ihr Verlauf anscheinend

Fig. 63a. Lasia aculeata. Nervatur einer jungen Blattfieder, weiter fortgeschritten. Vergr. 6.

Fig. 63b. Lasia aculeata. Teil von Fig. 63a stärker vergrößert. Die Figur zeigt schematisch die weitere Teilung der Felder durch Nerven höherer Ordnung.

ganz regellos. Die an die größeren Nerven angrenzenden Felder letzter Ordnung sind meist größer als die übrigen, vor allem oft langgestreckt, da die feinen Leitbündel selten an die großen Nerven ansetzen und die Unterteilung nicht so weit durchgeführt ist. Da bei Lasia die Unterteilung der Blattfläche sehr weit geht, kommen innerhalb der feinsten Nervatur häufig Leitbündel vor, die nicht mehr auf ihrer ganzen Länge zur Ausbildung gelangt sind und daher frei im Blattgewebe endigen. In selteneren Fällen sind hier auch Nervenüberkreuzungen zu finden. Die weit fortgeschrittene, komplizierte Nervatur

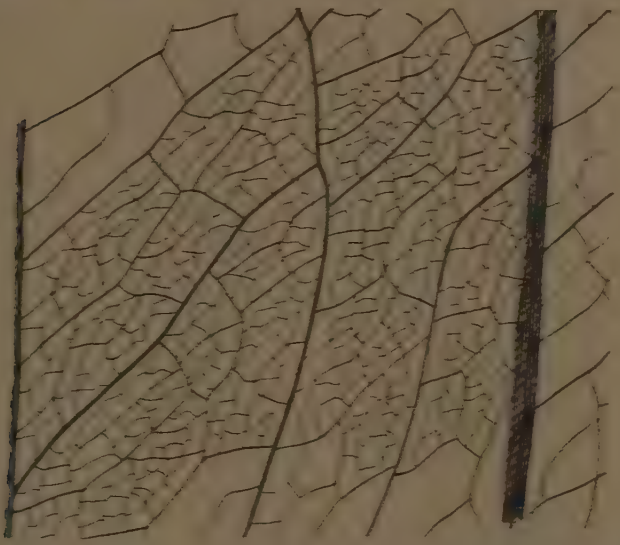


Fig. 64. Lasia aculeata. Teil der feineren Nervatur einer Blattfieder zwischen der Mittelrippe und den seitlichen Längsnerven. Zahlreiche freie Nervenendigungen kommen vor. Vergr. 4.5.

des fertigen Folgeblattes läßt keinen Anklang an monokotyle Nervatur mehr erkennen.

Im Blattstiel ist die Verteilung der Leitbündel die gleiche wie bei den Anthurien. Alle, besonders die randlichen Leitbündel, sind von einem kräftigen Sklerenchymstrang begleitet. Die Zahl der Leitbündel ist in Anbetracht der Größe und starken Gliederung der Blattfläche gering. Daraus ist die reiche Verzweigung der Primärnerven und noch mehr der Nerven zweiter und höherer Ordnung zu erklären, die bewirkt, daß hier die Unterscheidung zwischen Längsnerven erster,

zweiter und höherer Ordnung noch mehr erschwert ist als bei den Anthurien.

Über das Vorkommen von inversen Leitbündeln gilt dasselbe wie bei den Anthurien.

Bedeutend einfacher ist die Nervatur wieder bei

Spathicarpa sagittifolia Schott.

Die Folgeblätter haben wohlausgebildete Blattohren. Die Nervatur ist im großen und ganzen die gleiche wie bei den Anthurien mit Blattohren, z. B. Anth. Grusonii. Fig. 65 zeigt ein jüngeres Entwicklungsstadium eines Folgeblattes. Die Querverbindungen zwischen den Längsnerven *a* und *b* im oberen Teil des Blattes, die hier schräg stehen, nähern sich in den jüngsten Stadien noch mehr einem rechten Winkel. Auch der Verlauf im Blattstiel ist einfach. Das Leitbündel II teilt sich am Übergang in die Blattspreite in zwei Äste, die dann weiter oben als sekundäre Längsnerven in die Spreite hinaustreten und in den Längsnerv *b* münden. Bei größeren Blättern sind mehrere solche Bündel vorhanden (etwa 3) und sie geben noch mehr Äste in die Spreite ab. Im untersten Teil der Blattscheide sind die Gefäßbündel in einer Reihe angeordnet.

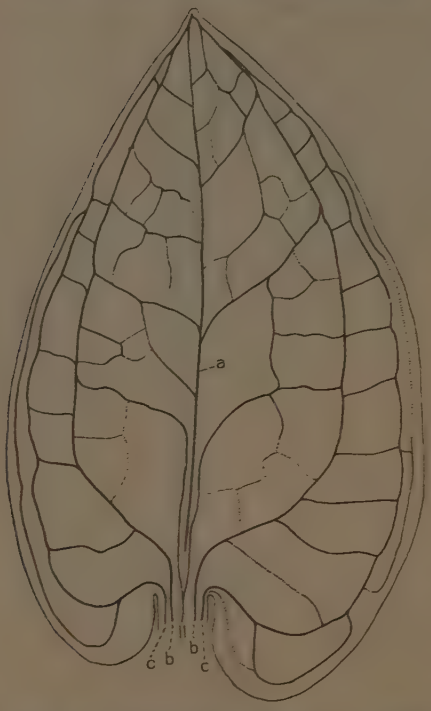


Fig. 65. Spathicarpa sagittifolia. Junges Stadium eines Folgeblattes. *a*, *b*, *c* = Primärnerven, *II* = Sekundärnerv, der sich in der Mittelrippe gabelt und die Äste in die Blattspreite hinausschickt. Vergr. 4,5.

Fig. 66 gibt die feinere Nervatur wieder. II ist ein sekundärer Längsnerv. Zwischen *b* und II ist der sympodiale Längsnerv mit den Gliedern, die ihn zusammensetzen, deutlich erkennbar. Zwischen II und *c* sind dagegen die Querverbindungen vorherrschend.

Die feinsten Nervenverzweigungen richten sich nach dem Verlauf der das Feld umgrenzenden größeren Nerven. Von Flächen kleinsten Umfangs (W. Schuster) ist wenig zu erkennen. Auch die Felder der letzten Ordnung sind meist rechteckig oder haben unregelmäßige Form. Diejenigen Felder, welche an die größeren Längsnerven angrenzen, sind

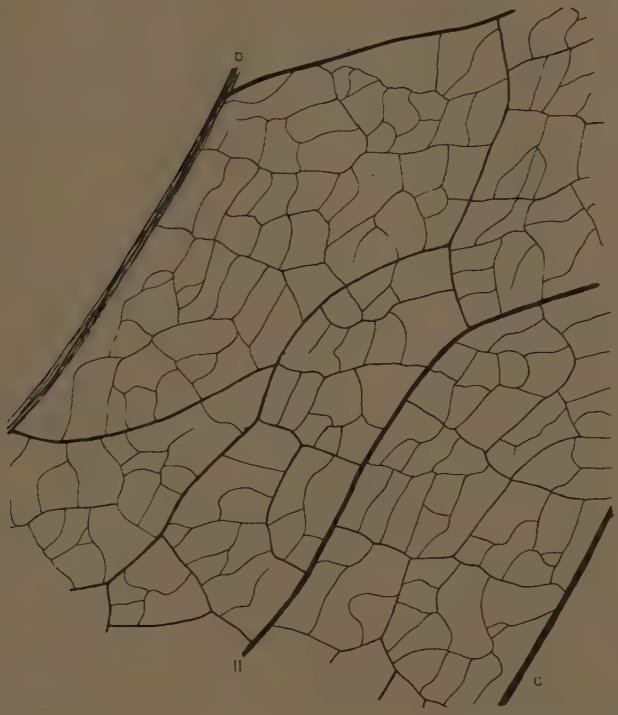


Fig. 66. Spathicarpa sagittifolia. Feinere Nervatur. Freie Nervenenden sind nicht selten. Vergr. 4,5.

häufig besonders groß und manchmal langgestreckt, da die feinsten Gefäßbündel an die primären Längsnerven seltener ansetzen. Der Grund dürfte auch hier der gleiche sein wie bei den Anthurien und anderen Arten, nämlich daß die Differenzierung des Gewebes in unmittelbarer Nähe der Hauptnerven bereits vollendet ist, wenn das feinste Nervennetz ausgebildet wird. Auch hier kommen bei den feinsten Leitbündeln häufig freie Nervenendigungen vor.

Von der Gattung

Arum

wurden A. italicum Mill., A. maculatum, L. und A. hygrophilum Boiss untersucht. Die Blattnervatur ist bei allen drei Arten gleich.

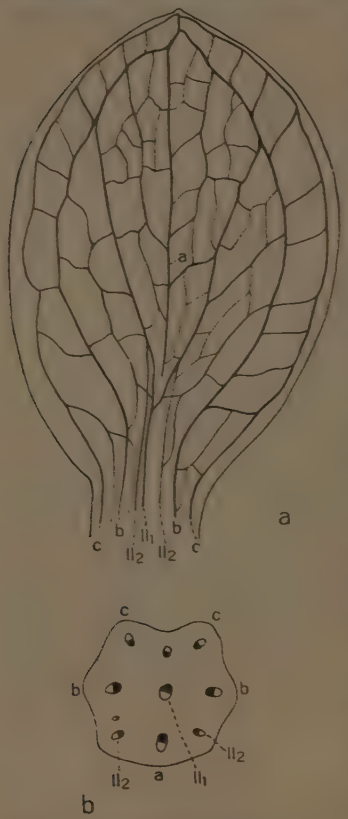


Fig. 67. Arum maculatum. a) Primärblatt. *a*, *b*, *c* = Primärnerven, II_1, II_2 = Sekundärnerven. b) Querschnitt durch den Blattstiel. Vergr. von a) = 4,5, von b) = 7.

Fig. 67a stellt ein Primärblatt von Arum maculatum dar. Außer dem Mediannerv *a* sind noch beiderseits zwei seitliche primäre Längsnerven *b* und *c* entwickelt, die in einem Bogen nach der Spitze laufen und sich dort mit dem Mittelnerv vereinigen. Ein weiterer Nerv, der aus dem Blattstiel herauskommt (II_1), gabelt sich in der Mittelrippe in zwei Äste, die als sekundäre Längsnerven geradlinig das Feld zwischen *a* und *b* durchschneiden und im oberen Teil des Blattes in den Längsnerv *b* einmünden. Außerdem kommen aus dem Blattstiel noch zwei selbständige sekundäre Längsnerven II_2, die bereits im unteren Teil der Spreite sich mit den Gabelästen von II_1 vereinigen. Der Raum zwischen den primären und sekundären Längsnerven wird wieder abgeteilt durch Äste, die in der Längsrichtung sich aneinanderreihen, oder durch Äste, die in spitzem Winkel vom sekundären Längsnerv abgehen und geradlinig zum Längsnerv *b* ziehen. Zwischen den beiden Längsnerven *b* und *c* finden sich nur einfache Querverbindungen, die meist in spitzem Winkel ansetzen. Der Verlauf der Leitbündel im Stiel des Primärblattes ist aus Fig. 67b ersichtlich.

Die Folgeblätter entwickeln starke Blattohren. Ihre Nervatur zeigt im wesentlichen den gleichen Aufbau wie bei den Primärblättern. Die erste Anlage der Längsnerven erfolgt in der gleichen Weise wie bei den übrigen Araceen (Fig. 68a, Arum italicum). In Fig. 68b sind die primären Längsnerven (*b*, *c*) zum Teil bereits in Holz- und Sieb-

teil differenziert. Sie treten aus der Mittelrippe in die Blattspreite hinaus und bilden im Gegensatz zum Primärblatt (Fig. 67a) am Rande einen sympodialen Randnerv. Da die Blattspreite sich hier besonders basalwärts entwickelt hat, bleibt der Längsnerv *b* viel länger in der Mittelrippe als beim Primärblatt.

Fig. 68a. Arum italicum. Junges Blatt mit den Anlagen der Primärnerven *a*, *b*, *c*, *d*. Vergr. 50.

Fig. 68b. Arum italicum. Weiter fortgeschrittenes Entwicklungsstadium eines Folgeblattes. *a*, *b*, *c* = Primärnerven, *II* = Sekundärnerv. Die Nervenanlagen sind punktiert. Vergr. 10,5.

Zwischen die primären schalten sich sekundäre Längsnerven ein. Sie entstehen aus wenigen Leitbündeln, die selbständig durch Blattscheide und Blattstiel heraufgehen und in der Mittelrippe mehrfach Äste in die Spreite hinaus abgeben (Fig. 68b II). Diese sekundären Längsnerven gehen dort unmittelbar an den Rand, wo der Abstand der Primärnerven voneinander nicht sehr groß ist. Sonst bilden die Äste der primären und sekundären Nerven ein unregelmäßiges Nervennetz, in dem sich die sekundären Längs-

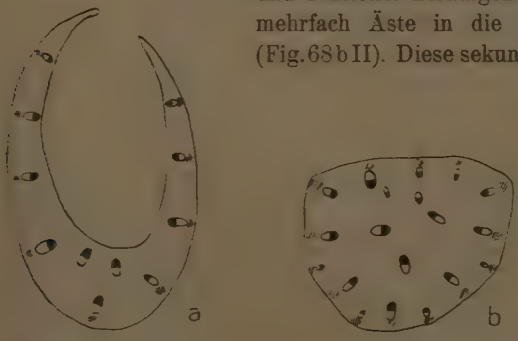


Fig. 69a und b. Arum hygrophilum. Querschnitt durch Blattscheide und Blattstiel. Vergr. 6,75.

nerven meist auflösen. Fig. 70 gibt die Nervatur eines Blattes von Arum hygrophilum wieder. Die primären und sekundären Längsnerven haben bei diesem ziemlich schmalen Blatt einen verhältnismäßig geringen Abstand voneinander. Darum sind die durch ihre Abzweigungen gebildeten Maschen noch ziemlich regelmäßig und die Längsrichtung tritt noch stark hervor. Die Abzweigungen bilden häufig durch Hintereinander-

Fig. 70. Arum hygrophilum. Übersicht über die Nervatur des Folgeblattes. $^3/_4$ natürl. Gr.

reihen in dieser Richtung einen sympodialen Längsnerv. Dieses Nervennetz entspricht der Nervatur, die auch in den Primärblättern (Fig. 67 a) zwischen den Primär- und Sekundärnerven auftritt.

Große Blätter, bei welchen der Abstand zwischen Primär- und Sekundärnerven groß ist, schalten dazwischen noch neue Maschen ein. Die auf diese Weise entstehenden Felder werden wieder in kleinere zerlegt durch ein System von Nerven, die teils längs, teils quergestellt

sind, aber oft mehr oder weniger von dieser Richtung abweichen. So entstehen Flächen von verschiedenster Form. Sie sind meist ungefähr rechteckig, aber auch dreieckige und fünfeckige Flächen kommen oft vor.

Fig. 71 zeigt die feinere Nervatur bei einem Blatt vom Arum maculatum. Die kleinen Felder werden hier nochmals abgeteilt durch feine unregelmäßig verlaufende Leitbündel. Die letzten feinen Nerven-

Fig. 71. Arum maculatum. Feinere Nervatur. Zahlreiche freie Nervenendigungen. Vergr. 4,5.

verästelungen endigen meistens frei im Blattgewebe. Außerhalb des sympodialen Randnervs verläuft noch ein zweiter Randnerv. Er nimmt seinen Ursprung von einem der jüngsten Längsnerven, die an der Basis der Spreite aus dem Stiel heraustreten. Dieser Randnerv läuft um die Blattohren herum und dem Rand entlang und wird durch Abzweigungen des inneren Randnervs, die sich aneinanderreihen, bis zur Blattspitze fortgesetzt. In geringem Abstand außerhalb befindet sich noch ein dritter Nerv, der sich vom zweiten Randnerv abzweigt und oben auch

wieder in ihn einmündet. Zwischen dem nahe beieinanderliegenden zweiten und dritten Randnerven finden sich nur einfache Querverbindungen.

Der Verlauf der Leitbündel in Blattscheide und Blattstiel ist sehr regelmäßig und stimmt bei allen untersuchten Arumarten völlig überein. Die Zahl der Leitbündel ist in Anbetracht der reichen netzartigen Ausbildung in der Spreite sehr gering. Im unteren Teil der Blattscheide sind sie nahezu in einer Reihe angeordnet (Fig. 69a, Arum hygrophilum), weiter oben im Blattstiel (Fig. 69b) ordnen sie sich in gleicher Weise wie bei allen bisher behandelten Arten. Dabei kommen im Stiel gelegentlich Verzweigungen und Querverbindungen vor.

Über das Vorkommen inverser Leitbündel gilt auch hier das früher Gesagte:

Typhonium divaricatum Decne

hat ähnliche Blattform wie Arum. Auch die Nervatur ist in ihrem Verlauf ähnlich, aber bedeutend einfacher. Zwischen den primären Längsnerven verlaufen die sekundären parallel, aber ohne sich wie bei Arum zu verzweigen. Die Felder zwischen ihnen werden abgeteilt teils durch Querverbindungen, teils durch bogige Abzweigungen, die sich in der Längsrichtung aneinanderreihen. Die kleineren Felder werden nur wenig untergeteilt, dann folgen die letzten feinen Nervenverzweigungen, die überwiegend den Längsnerven parallel gerichtet sind. Freie Nervenendigungen kommen auch hier vor, aber viel seltener als bei Arum. Im Blattstiel ist die Verteilung die gleiche wie bei Arum, aber die Zahl der Leitbündel ist etwas größer.

Ein äußerlich anderes Bild bietet die Nervatur bei

Helicodiceros muscivorus Engl.

Bei den Folgeblättern sind die Blattohren extrem ausgebildet. Es sind sogenannte „Wendeltreppenblätter“ (Goebel: Organographie I). W. Figdor hat die Gestalt und Aufeinanderfolge der Jugend- und Folgeblätter beschrieben. Mir gelang es nicht aus Samen Keimpflanzen heranzuziehen. Es standen mir aber kleine Pflanzen zur Verfügung, die nur einfache länglich-lanzettliche Blätter trugen. Nach Figdors Angaben trifft dies bei ein- bis zweijährigen Pflanzen zu. Es handelt sich also hier sicher um Jugendblätter, die wohl mit den Primärblättern der Keimpflanzen übereinstimmen.

Fig. 72 zeigt ein junges Entwicklungsstadium eines einfachen Blattes. Die differenzierten Nerven sind ausgezogen, die Anlage punktiert. Abgesehen von der Blattform und der dadurch bedingten Modifizierung stimmt die Nervatur mit derjenigen des Primärblattes von Arum

(Fig. 67 a) überein. Auch die Verteilung auf dem Stielquerschnitt ist ohne weiteres klar.

In der Nervatur der folgenden Blätter treten ähnliche Veränderungen ein wie bei Arum. Die primären Längsnerven, deren Zahl zunimmt, gehen nicht mehr selbständig zur Blattspitze, sondern bilden einen sympodialen Randnerv, in den auch die sekundären Längsnerven einmünden.

An den Blättern älterer Pflanzen treten zunächst Blattohren auf, die das Blatt pfeilförmig machen. Die Versorgung der Nervatur erfolgt in gleicher Weise wie bei den anderen Araceen mit pfeilförmigen Blättern. Ein Längsnerv wird zum Mittelnerv des Zipfels und durchzieht diesen in einer Mittelrippe, in der auch Längsnerven zweiter und höherer Ordnung verlaufen. Auf einem noch späteren Entwicklungsstadium geht das Flächenwachstum der Spreite noch weiter. An der basalen Seite des ersten Lappens bildet sich ganz in der Nähe des Blattstiels ein zweiter, der in gleicher Weise wie der erste von Nervatur durchzogen wird. An älteren Blättern entsteht wieder „gewöhnlich in der Mitte der Länge des jüngst gebildeten Lappens ein weiterer Zipfel, und zwar, ebenso wie alle in der Folge sich bildenden, auf jener Seite, die, morphologisch genommen, dem Zentrum der Abstammungsachse zunächst liegt" (Figdor). Aber diese Zipfel ordnen sich nicht ungefähr in der gleichen Ebene an wie das Blatt selbst, sondern sie wachsen nach aufwärts unter gleichzeitiger Drehung nach innen. So entsteht schon der erste Lappen nicht mehr in einer Ebene mit der Blattfläche, wie es bei den pfeilförmigen

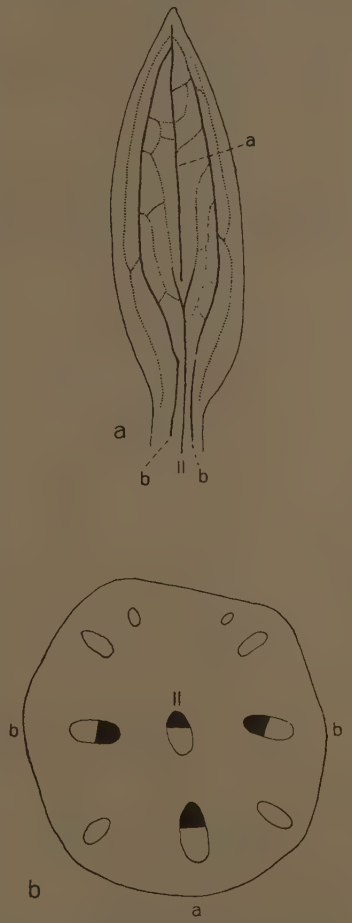


Fig. 72. Helicodiceros muscivorus. Oben junges Stadium eines Jugendblattes. *a*, *b* = Primärnerven, *II* = Sekundärnerv. Die Anlagen von Nerven sind punktiert. Vergr. ca. 10. Unten Querschnitt durch den Stiel desselben Blattes. Vergr. 54.

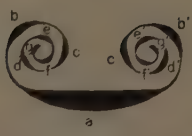


Fig. 73. Helicodiceros muscivorus. Schema der spiraligen Anordnung der Wendeltreppen. a = Blattspreite, b, c, d, e, f, g, b', c', d', e', f', g' = Zipfel der Wendeltreppen.

Blätter der Fall ist, sondern in einem Winkel zwischen 90 und 180° dieser zugewendet. Der zweite Lappen ist im gleichen Winkel dem ersten zugedreht usw. Auf diese kommt auf jeder Seite des Blattes eine Schraube zustande, wie es in Fig. 73 schematisch dargestellt ist. Die einzelnen aufeinanderfolgenden Lappen sind mit b, c, d, b', c', d' usw. bezeichnet zu beiden Seiten der Spreite a. Ihre Mittelrippen zweigen voneinander ab. Die basalen Teile der Mittelrippen setzen eine sympodiale Achse zusammen, um die die Blattfläche mit ihren Zipfeln sich wendeltreppenartig herumwindet. Die Mittelnerven der Zipfel endigen in deren Spitze und die ganze Nervatur ordnet sich auf diese Spitze zu. Fig. 74a stellt einen Querschnitt dar durch den obersten Teil des Blattstiels am Beginn seiner Teilung in Mittelrippe und die beiden Achsen der Wendeltreppen. Fig. 74b zeigt einen Querschnitt noch etwas weiter oben, wo die Teilung bereits eingetreten ist. Die Teile des Querschnittes, die weiter oben etwa in die einzelnen Lappen übergehen würden, sind durch punktierte Linien abgegrenzt. Ob primäre Bündel aus dem Blattstiel heraus selbständig bis in die Lappen höherer Ordnung gehen, konnte nicht festgestellt werden. Aber wahrscheinlich ist es in der Regel nicht der Fall. Es kommen öfter Teilungen vor auch unter den größeren Leitbündeln (Fig. 74a) und überdies ist die Zahl der Leitbündel in der Achse viel

Fig. 74. Helicodiceros muscivorus. a) Querschnitt durch den Blattstiel am Übergang zur Spreite. b) Querschnitt durch den gleichen Stiel noch weiter oben. Die Achsen der Wendeltreppen haben sich schon von der Mittelrippe getrennt. Die Bezirke, die weiter oben ungefähr in die einzelnen Zipfel übergehen, sind durch gestrichelte Linien abgegrenzt. Vergr. 6.

kleiner als bei der Zahl der Lappen zu erwarten wäre. In Fig. 73 sehen wir einen Teil der feineren Nervatur. Zwischen den primären und sekundären Längsnerven erscheint wieder die gleiche Art der Unterteilung, wie sie früher daraus bei Anthurium gefunden wurde. Abzweigungen der Längsnerven legen sich in die Längsrichtung und reihen sich aneinander, oder stärkere Querverbindungen, die selbst schräg oder teilweise längs verlaufen, werden durch kräftige Längsnerven untereinander verbunden. Aber die ganze Nervatur ist hier viel mehr in die Länge gestreckt als bei

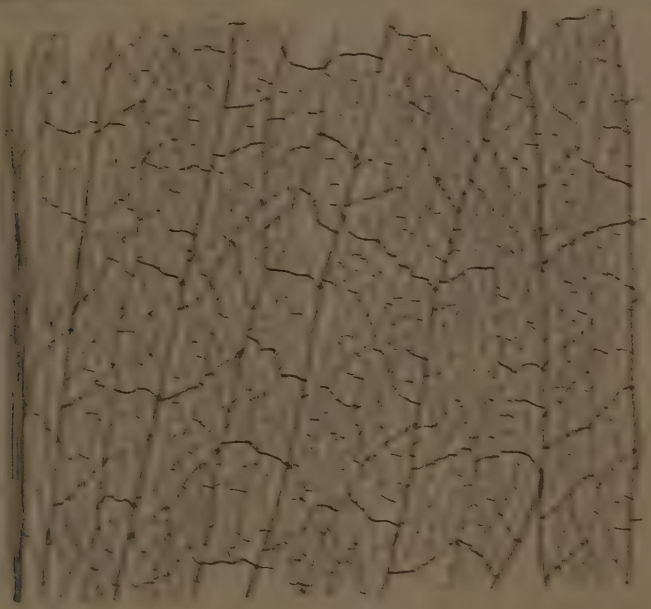


Fig. 73. Heteaudicera insevorus. Feinere Nervatur. Vergr. 4:5.

den Anthurien. So entstehen Felder von meist rechteckiger Form oder von der Form eines Parallelogramms. Sie sind oft zweimals in einfacher Weise untergeteilt. Dazwischen befinden sich die feinsten Nervenverzweigungen. Ihr Verlauf und ihre Anordnung sind ziemlich unregelmäßig. Sie erstrecken sich jedoch weitaus überwiegend in der Längsrichtung. Die von ihnen umschlossenen Felderchen sind in der Regel in die Länge gestreckt und haben annähernd gleiche Größe. Nur die den primären und sekundären Längsnerven benachbarten sind größer, da die feinsten Nervenäste wie bei vielen anderen Arten mit den großen Längsnerven um so seltener in Verbindung treten, je größer zwischen

ihnen der Abstand in der Entwicklung ist. Freie Nervenendigungen kommen in der feinen Nervatur von Helicodiceros selten vor. Nervenüberkreuzungen sind innerhalb der feineren Nervatur gelegentlich zu beobachten.

Bei

Pinellia tuberifera Ten.

ist das Folgeblatt zusammengesetzt aus drei Fiederblättchen. Mir standen junge Pflanzen aus Brutknollen und aus Samen zur Verfügung. Die Blätter stimmen bei beiden völlig überein. Die Gestalt ist herzförmig. Die Nervatur eines Primärblattes ist aus Fig. 76 ersichtlich. Die seitlichen primären Längsnerven (*b*, *c*) biegen um so stärker in die Spreite hinaus, je jünger sie sind. In der Mitte des Stielquerschnittes befindet sich ein sekundäres Leitbündel (II). Dieses gabelt sich an der Basis der Mittelrippe wiederholt. Seine Äste treten in gleicher Weise wie die Primärnerven in die Spreite hinaus und bilden mit diesen zusammen den sympodialen Randnerv. Im Lauf der Blattentwicklung differenziert sich der sekundäre Nerv mit seinen Ästen ungefähr gleichzeitig mit den primären Längsnerven.

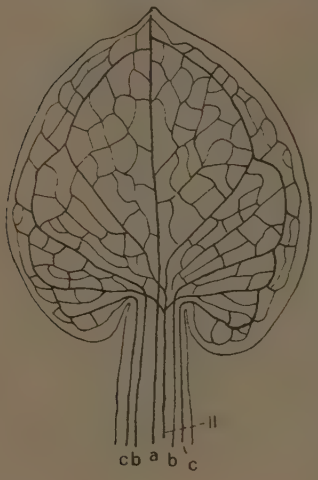


Fig. 76. Pinellia tuberifera. Primärblatt. *a*, *b*, *c* = Primärnerven. *II* = Sekundärnerv, der sich in der Mittelrippe mehrfach gabelt. Vergr. 6,75.

Vom einfachen Primärblatt bis zum dreiteiligen Folgeblatt gibt es alle Übergänge. Fig. 77 a, b, c, d gibt solche Übergangsformen wieder. Die Blattohren wachsen immer stärker in die Länge, während ein Teil des Gewebes zwischen ihnen und der eigentlichen Blattspreite immer weiter im Flächenwachstum zurückbleibt. Fig. 78 a und b zeigen junge Entwicklungsstadien eines Folgeblattes. Die Nervatur ist wesentlich die gleiche wie beim Primärblatt. Einer der primären Längsnerven, der die Blattohren durchzieht, bildet dann den Mittelnerv der seitlichen Blättchen und endigt selbständig in deren Spitze. In Fig. 78 c sehen wir den Verlauf der Hauptnerven bei einem noch in Entwicklung begriffenen Blatt. Im mittleren Teil des Blattstiels verläuft das kräftige

Fig. 77 a—d. Pinellia tuberifera. Übergänge vom Primärblatt zum Folgeblatt. $^3/_4$ natürl. Gr.

sekundäre Leitbündel (II). Wie im Primärblatt gibt es in der Mittelrippe wiederholt Äste nach beiden Seiten ab, die als sekundäre Nerven oft ebenso kräftig sind wie die Primärnerven und gemeinsam mit diesen den sympodialen Randnerv bilden. Der sekundäre Längsnerv gibt aber auch Äste in die Seitenblättchen ab, die sich ebenso verhalten wie im Mittelblättchen. Aber auch von den primären Längsnerven zweigen manchmal Nerven höherer Ordnung ab, die

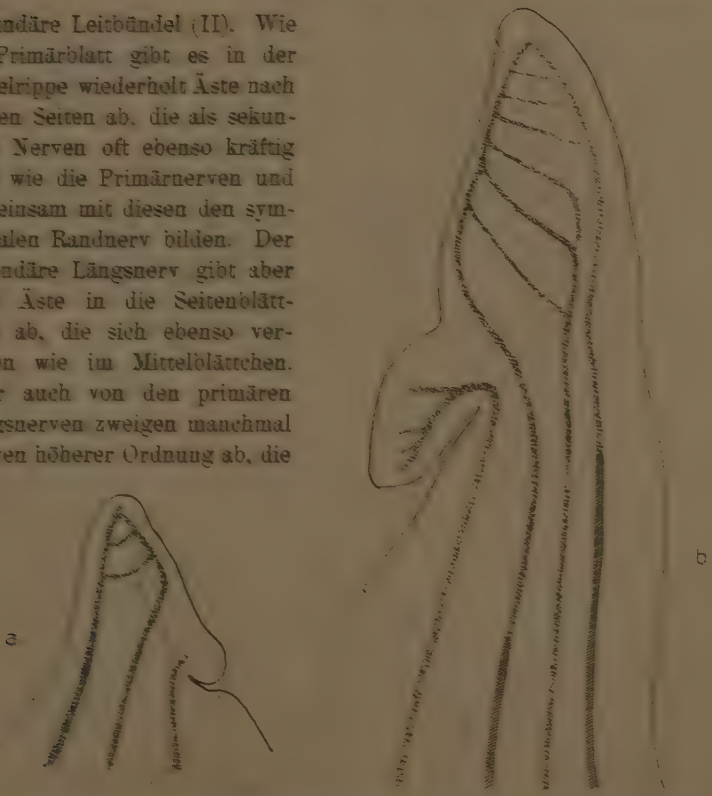


Fig. 78 a und b. Pinellia tuberifera. Junge Stadien von Folgeblättern. Die Nervenanlagen sind punktiert. Vergr. 54.

ebenfalls in die seitlichen Blättchen gehen können. Bei größeren Blättern aber teilt sich das Sekundärbündel (II) schon im Stiel in mehrere Äste, die zunächst parallel laufen und dann weiter oben sich wieder verzweigen. Besonders versorgt es die Brutknolle, die bei größeren Blättern am oberen Ende der Blattscheide sich bildet. Aus der Knolle tritt dann ein inverses

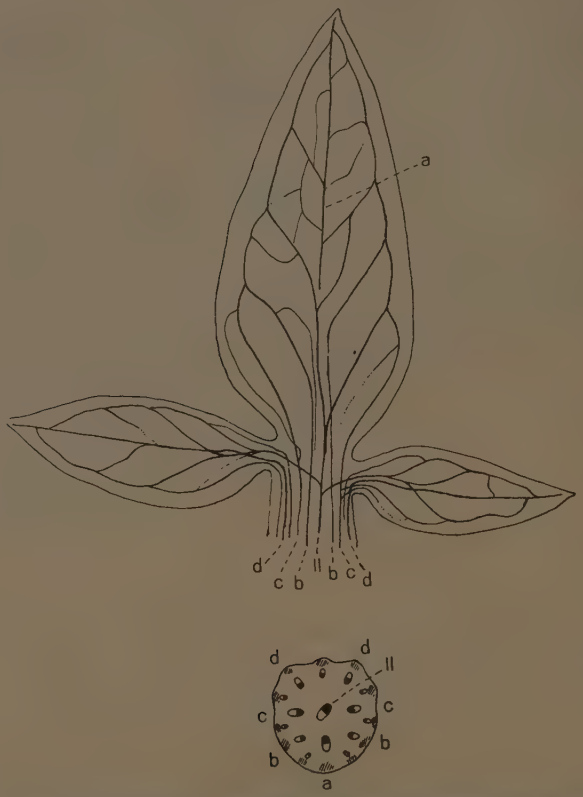


Fig. 78c. Pinellia tuberifera. Längsnervatur eines ziemlich weit entwickelten Folgeblattes. *a*, *b*, *c*, *d* = Primärnerven; *II* = Sekundärnerv. Vergr. 6.

Leitbündel heraus, das weiter oben sich teilt. Seine Äste biegen unter Drehung in die normale Lage in die seitlichen Blättchen aus. Dazu kommen bei größeren Blättern noch einige kleinere Leitbündel in der sekundären Zuwachszone an der Unterseite der Blattscheide und des Blattstiels, die in der Spreite sich an der Bildung der Längsnerven höherer Ordnung beteiligen (Fig. 78c; Querschnitt).

Die feinere Nervatur ist in Fig. 79 wiedergegeben. Über die Teilung der Felder zwischen den primären und sekundären Längsnerven gilt dasselbe wie bei Helicodiceros. Die so entstandenen Felder sind nochmal in ähnlicher Weise untergeteilt. Ein Unterschied besteht nur darin, daß hier bereits die Hauptnerven unter viel größerem Winkel aus der Mittelrippe austreten als bei Helicodiceros. Dadurch erscheint die ganze Nervatur einschließlich der feinsten Verzweigungen bei Pinellia

Fig. 79. Pinellia tuberifera. Feinere Nervatur. Vergr. 4,5.

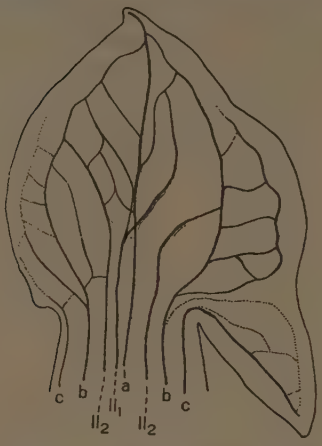
viel weniger in die Länge gestreckt als dort, wie es ja auch mit der Blattform der Fall ist. Freie Nervenendigungen kommen ähnlich wie bei Helicodiceros innerhalb der feinsten Nervenverzweigungen manchmal vor.

Bei

Arisaema

stimmt Blattform und Nervatur mit der von Pinellia überein. Die Fig. 80 zeigt ein junges Entwicklungsstadium eines Primärblattes von Arisaema amurense Maxim. Auf der äußeren Hälfte der Blattspreite

ist hier bereits ein ziemlich kräftiges Blattohr gebildet, auf der inneren Hälfte ist nur eine geringe Andeutung davon vorhanden. Die Nervatur gleicht im wesentlichen der eines Primärblattes von Pinellia und bedarf keiner weiteren Erklärung. Das Folgeblatt von Arisaema amurense ist fußförmig geteilt wie bei Sauromatum.



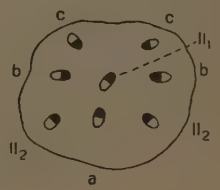


Fig. 80. Arisaema amurense. Junges Stadium eines Primärblattes. Auf der äußeren Hälfte ist ein Blattohr gebildet, auf der inneren nur angedeutet. *a*, *b*, *c* = Primärnerven; II_1, II_2 = Sekundärnerven. Vergr. 10,5. Vergr. d. Querschnitts 19,5.

An Pinellia schließt sich die Gattung

Sauromatum

eng an. Dort ist das Blatt dreiteilig; allerdings deutet die starke basale Entwicklung der Unterhälfte der seitlichen Blättchen auf die Tendenz zu weiterer Ausgestaltung hin. Bei Sauromatum erfolgt sympodiale Verzweigung der Blattspreite, so daß das ganze Blatt fußförmig gestaltet ist. So reihen sich bei großen Pflanzen neben dem Mittelblättchen auf jeder Seite bis zu 5 und 6 seitliche Blättchen aneinander.

Keimpflanzen konnte ich nicht erlangen und kleine Knollen, auch Teile von solchen, die zum Austreiben kamen, bildeten bereits zusammengesetzte Blätter. Jedoch ist es wahrscheinlich, daß die Primärblätter einfach pfeilförmig oder herzförmig sind wie bei Pinellia.

Die Knospenlage der jungen Blättchen bei Sauromatum guttatum Schott hat Deinega bereits beschrieben. Die aufeinanderfolgenden seitlichen Blättchen sind abwechselnd nach unten und nach oben gebogen und in dieser Lage zusammengerollt. Die Nervatur stimmt mit der von Pinellia überein. In dem Entwicklungsstadium von Fig. 81 a sind deutlich die Verzweigungen der aus dem Stiel heraufkommenden sekundären Leitbündel zu sehen. Auch die primären Leitbündel geben

von der Mittelrippe aus nicht selten Zweige ab. Ein Teil der Primärnerven geht in die Seitenblättchen. Einer bildet den Mediannerv des ersten Seitenblättchens, während die Mittelnerven der letzten Seitenblättchen gewöhnlich durch Abzweigungen von den Hauptnerven gebildet werden. Die übrige Nervatur der Seitenblättchen wird ebenfalls von Ästen der größeren Nerven geliefert. Im dritten Seitenblättchen der Fig. 81 a, das in der Entwicklung noch weit zurück ist,

Fig. 81. Sauromatum guttatum. a) Junges Stadium eines Folgeblattes. Die Nervenanlagen sind punktiert. Vergr. 10,5. b) Querschnitt durch den Stiel desselben Blattes. Der Holzteil der noch nicht deutlich differenzierten Leitbündel ist schraffiert. Vergr. 19,5.

sind noch keine Nervenanlagen vorhanden. In Fig. 82 ist die Nervatur in großen Zügen bereits ausgebildet. Die äußere Randnervatur wird gebildet durch Äste des sympodialen Randnervs, die sich in der Längsrichtung aneinanderreihen. Die Stiele der Blättchen treten erst später durch interkalares Wachstum deutlich hervor.

Der Stielquerschnitt (vgl. Fig. 81 b) ergibt das gleiche Bild wie bei den meisten bisher besprochenen Formen. Außen am Rand ist eine Reihe kleinerer untergeordneter Leitbündel, die von Sklerenchymsträngen begleitet sind (hier noch nicht entwickelt); dann folgt der Halbkreis der primären Längsbündel und in der Mitte befindet sich eine kleine Zahl sekundärer Leitbündel. Die Zahl dieser Leitbündel wechselt je nach dem Alter der Pflanze und der Entwicklungsstufe des Blattes.

Die feinere Nervatur stimmt mit der von Pinellia überein. Freie Endigungen innerhalb der feinsten Nerven sind nicht selten.

Die gleiche Nervatur wie Sauromatum besitzt auch

Amorphophallus.

Hauptsächlich wurde Amorphophallus Rivieri Durien untersucht. Das Primärblatt ist nach den Angaben von A. Engler einfach. Erst später treten Verzweigungen und Teilungen in der Blattspreite auf. Das Folgeblatt ist sehr reich gegliedert. Diese Gliederung der Blattfläche tritt schon auf einem sehr frühen Stadium ein. Auf dem kegelförmigen Blattgrund bilden sich drei Höcker, wie Fig. 83 a in der Aufsicht zeigt. An den beiden seitlichen Höckern, die den Blattohren anderer Blätter entsprechen, tritt sehr bald dichotome Teilung auf, während der mittlere Höcker zunächst einheitlich bleibt und später beiderseits Äste abgliedert. Fig. 83 b zeigt ein noch weiter fortgeschrittenes Stadium. Der Blattstiel wurde bei der Präparation auseinandergebreitet und dadurch kommen die einzelnen Glieder der Blattspreite nebeneinander zu liegen. Die beiden seitlichen, dichotom geteilten Abschnitte haben bereits wieder neue Zweige angelegt, die aber nicht mehr dichotom angeordnet sind;

Fig. 82. Sauromatum guttatum. Weiter fortgeschrittenes Entwicklungsstadium eines Folgeblattes. Die Entwicklung der äußeren Randnervatur ist ersichtlich. Vergr. 4,5.

der mittlere Abschnitt hat auf beiden Seiten je einen Ast gebildet. Die Stiele der Blättchen werden erst später durch interkalares Wachstum deutlich. Die einzelnen Teile der Blattspreite gliedern immer wieder neue Zweige ab, so daß bei größeren, voll entwickelten Blättern ein reich verzweigtes System entsteht mit zahlreichen kleineren und größeren

Fig. 83a. Amorphophallus spec. Junges Stadium eines Folgeblattes von oben. Die Gabelung der beiden basalen Partien der Spreite ist bereits eingeleitet. Stark vergr.

Fig. 83b. Amorphophallus Rivieri. Noch älteres Stadium. In jeden Hauptabschnitt der Spreite geht bereits ein Längsnerv. Der Blattstiel ist auseinanderpräpariert. Vergr. 40.

Blättchen, die alle untereinander durch Laminastreifen verbunden sind. Zuerst entstehen wie in Fig. 83b drei Längsnerven, die in die drei Hauptabschnitte des Blattes hineinziehen. Bei fortschreitender Entwicklung kommt dazu noch eine größere Zahl weiterer Längsnerven, die mit zunehmender Gliederung des Blattes zahlreiche Äste in alle Abschnitte der Spreite abgeben. Der Verlauf der Längsnervatur in den einzelnen Blättchen ist genau wie bei Sauromatum. Auch das feine Nervennetz stimmt völlig damit überein. Ebenso zeigt sich im Querschnitt durch Blattscheide und Blattstiel kein Unterschied gegenüber Sauromatum.

Die Gattung

Anchomanes

steht im System von Engler Amorphophallus sehr nahe. Auch hier ist das Blatt reich gegliedert. Untersucht wurde Anchomanes difformis Engl. Primärblätter standen nicht zur Verfügung und da das Material

sehr spärlich war, konnte ich auch junge Entwicklungsstadien noch untersuchen. Der Querschnitt durch den Blattstiel stimmt mit Amorphophallus und Sauromatum überein. Ein Unterschied besteht nur darin, daß bei Anchomanes ein geschlossener Sklerenchymring den ganzen Stielquerschnitt umgibt, während bei den beiden anderen Gattungen dieser Ring in zahlreiche einzelne Stränge aufgelöst ist. Auch in der Blattspreite läßt sich die Nervatur auf die gewöhnlichen bei Araceen mit Netznervatur vorkommenden Typen zurückführen. Fig. 84 stellt ein Blättchen dar. Das Blatt von Anchomanes difformis zeichnet sich durch das häufige Vorkommen anscheinend dichotomer Teilung in der Spreite siehe Fig. 84. Ob es sich um wirkliche dichotome Teilung handelt oder ob nur Teile der Blattspreite sehr stark ausgewachsen sind zu selbständigen Blättchen, läßt sich an den jüngeren Blättern nicht sicher entscheiden. Auch bei den einzelnen Blättchen ist sehr oft das Flächenwachstum unregelmäßig und besonders in der Nähe der Spitze sehr stark, so daß sich dort noch eine zweite Blattspitze bildet. Fig. 84 II. Schon weiter oben wurde an Beispielen gezeigt, wie häufig von Unterschieden im Flächenwachstum Blattnerven ihre Richtung verändern oder stärker werden können z. B. Philodendron pinnatifidum, Cyrtosperma Jagenio- oder Folgeart, Anthurium macrolonium. Ähnlich werden auch hier die Hauptnerven an der Stelle besonders starken Wachstums in die Wachstumrichtung jener aufgenommen und können dadurch große Stärke erlangen wie die eigentliche Mittelrippe. Auf diese

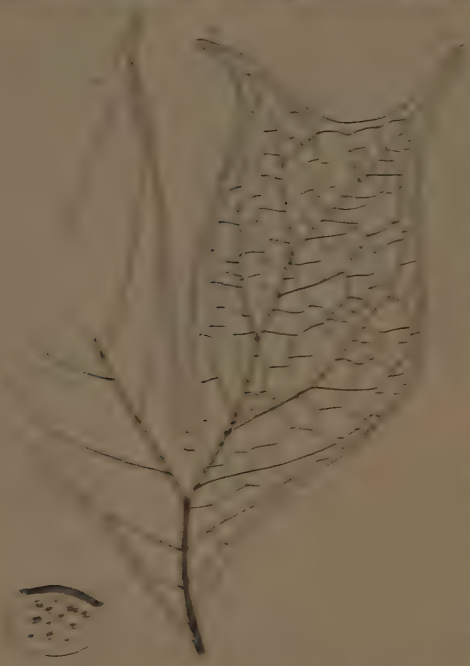


Fig. 84. Anchomanes difformis. Übersicht über die Nervatur eines Teilblättchens. Das Leitbündelgewebe im Querschnitt des Stieles ist schraffiert. Vergr. des Blättchens $^1/_3$.

Weise kommt eine Nervatur zustande, die auf den ersten Blick wenig gemein hat mit den gewöhnlichen Typen der netznervigen Araceen, die sich aber sehr wohl auf letztere zurückführen läßt. Ein Vergleich mit den Primärblättern und den jungen Entwicklungsstadien der Folgeblätter würde wahrscheinlich diese Ansicht bestätigen.

Die Gliederung der Felder zwischen den Hauptnerven bietet nichts wesentlich Neues. Die Felder werden meist geteilt durch Zweige der Längsnerven, die sich ähnlich wie bei den Aroïdeen zu sympodialen Längsnerven aneinanderreihen. So entstehen Felder von sehr verschiedener Form, aber sie sind wenigstens innerhalb ihres Abschnittes zwischen zwei Hauptnerven untereinander annähernd gleich groß. Die größeren werden wieder in ähnlicher Weise untergeteilt. Die Teilung kann aber auch geschehen durch einfache Quernerven, oder in ähnlicher Weise, wie es bereits bei Symplocarpus und Lasia festgestellt wurde (Fig. 30).

Der Verlauf der feinen Leitbündel ist unregelmäßig. Durch sie wird die Blattfläche in kleine Felder geteilt, die ungefähr gleiche Größe haben; nur neben den Hauptnerven, besonders in unmittelbarer Nähe der Mittelrippe sind sie größer.

Freie Nervenendigungen wurden bei Anchomanes nicht beobachtet. Inverse Leitbündel kommen nur in geringer Zahl im Blattstiel und den Ästen der Blattspreite vor und sind von untergeordneter Bedeutung.

Von den übrigen Araceen unterscheidet sich

Pistia stratiotes L.

in der Blattgestalt wie in der Blattnervatur. Am einfachsten sind die Primärblätter. Ein solches ist in Fig. 55 wiedergegeben. Außer dem Mittelnerv *x* sind noch zwei seitliche Längsnerven *b* vorhanden, die in großem Bogen zur „Blattspitze" gehen und sich dort mit dem Mittelnerv vereinigen. Außerhalb der beiderseitigen Längsnerven sind noch zwei bis drei weitere vorhanden, die ebenso verlaufen, aber nicht aus der Spreitachse herauskommen.

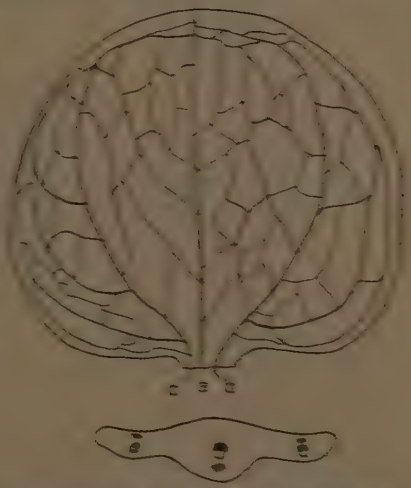


Fig. 55. Pistia stratiotes. Primärblatt. Vergr. $\frac{1}{1}$.

sondern vom Längsnerv *b* abzweigen. Zwischen diesen Längsnerven erstreckt sich ein Netz von unregelmäßig verlaufenden feinen Gefäßbündeln. Ein eigentlicher Blattstiel ist nicht vorhanden. Der Querschnitt durch den Blattgrund ergibt ein einfaches Bild (Fig. 85).

Die nächsten auf das Primärblatt folgenden Blätter zeigen schon eine weitere Entwicklung. Zunächst wird das Blatt immer mehr in die Länge gestreckt und nähert sich immer mehr der Form der Folgeblätter. Sodann wird die Zahl der seitlichen Längsnerven größer. Es treten zu beiden Seiten zunächst zwei, dann drei bis vier primäre Längsnerven in das Blatt ein. Aber noch weitere Komplikationen kommen hinzu. Bei den ersten Blättern nach dem Primärblatt erscheint über dem mittleren Leitbündel in der Nähe der Oberseite des Stiels ein weiteres Leitbündel quer orientiert und bei den folgenden Blättern eine ganze Reihe. Sie stehen über den zuerst vorhandenen primären Längsnerven und sind invers orientiert. Bei den späteren Blättern schieben sich dazwischen noch weitere Leitbündel ein, so daß schließlich über jeden Primärnerv sich eine Reihe aufbaut, bestehend aus drei bis vier Leitbündeln, deren oberstes invers ist. Auf der Ober- und Unterseite wird jede Reihe von einem Collenchymstrang begleitet. Fig. 86 b zeigt einen Querschnitt durch den Stiel eines solchen Folgeblattes.

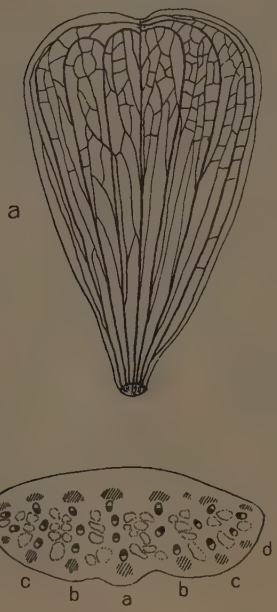


Fig. 86. Pistia stratiotes. a) Übersicht über die Nervatur eines Folgeblattes. Vergr. $1^1/_3$. b) Querschnitt durch den Blattstiel. Collenchym schraffiert. Interzellularen punktiert. *a*, *b*, *c*, *d* = Primärnerven. Vergr. 6.

Der Blattstiel ist sehr kurz und geht allmählich in die Spreite über. Aber die Leitbündel treten nicht wie bei den übrigen Araceen eines nach dem anderen in die Spreite hinaus. Im Stiel sind die übereinanderliegenden Leitbündel durch kompaktes Gewebe miteinander verbunden, während die nebeneinanderliegenden Reihen durch lockeres interzellularenreiches Gewebe voneinander getrennt sind (siehe Fig. 86 b). In distaler Richtung strahlen die Gruppen der übereinanderliegenden Bündel fächerförmig auseinander. Entwicklungsgeschichtlich stellen sich die

Verhältnisse so dar: Bei dem sich entwickelnden Blatt herrscht an der Basis starkes Dickenwachstumm, am apikalen Ende dagegen Breitenwachstum. Von dort erstrecken sich nun Sektoren mit Breitenwachstum keilförmig immer schmäler werdend nach der Basis zu. Die Rippen, die vom Stiel her ausstrahlen, werden nach der „Blattspitze" zu immer schwächer. Die Auffassung von A. Arber, daß es sich um Einstülpungen („invaginations") handle, die abwechselnd von der Ober- und Unterseite her in das Blattgewebe eindringen, ist entwicklungsgeschichtlich unhaltbar. Aber nur die Leitbündel der Unterseite, die primären Längsbündel, bleiben in den Rippen und gehen unverzweigt in einem Bogen zur „Blattspitze" (Fig. 86a). Die anderen Leitbündel gabeln sich alsbald eines nach dem anderen. Die inversen der Oberseite drehen sich dabei in die normale Lage. Ihre Äste treten in den Raum zwischen den Rippen und verlaufen dort annähernd parallel in der Richtung nach dem apikalen Ende des Blattes. Dort münden die Äste ineinander oder in die primären Nerven ein. Fig. 86a gibt einen Überblick über den Nervenverlauf. Da aber die Leitbündel übereinander verlaufen, erweckt die Figur den Anschein, als ob die Äste von den Primärnerven selbst abzweigen würden.

Fig. 87a zeigt einen Teil der Blattnervatur stärker vergrößert. Besonders stark treten die primären Längsnerven hervor, die in einem Bogen zum Blattrand gehen und immer näher zusammenlaufen, um sich endlich mit dem Mediannerv zu vereinigen. Dazwischen verlaufen die Äste der anderen Längsnerven. Teilweise geben sie wieder Äste in der Längsrichtung ab. So entsteht ein Nervennetz mit weiten, langgezogenen Maschen. Die von ihnen umgrenzten Felder werden abgeteilt durch Querverbindungen, die häufig annähernd rechtwinklig gerichtet sind. Zwischen den Querverbindungen erstrecken sich die feineren Bündel in unregelmäßigem Verlauf. Nach der Blattbasis zu aber tritt dieses Nervennetz immer mehr zurück und es überwiegen die Längsnerven, welche dort immer näher zusammenrücken, da das Blatt sich basalwärts verschmälert. Die in der Figur schraffierten Felder sind in Fig. 87b in stärkerer Vergrößerung mit den letzten Verweigungen dargestellt. Die letzten Nervenäste sind oft nicht mehr voll zur Ausbildung gelangt. Es kommen also freie Nervenendigungen nicht selten vor.

Bemerkenswert ist auch das häufige Vorkommen von Nervenüberkreuzungen. Die Primärnerven sind in das Nervennetz nur sehr wenig einbezogen. Die großen Längsnerven und ihre Äste gehen über sie hinweg, ohne mit ihnen in Verbindung zu treten; allerdings münden sie schließlich in die Primärnerven ein. Von den feineren Nerven tritt

ab und zu einer mit ihnen in Verbindung. Auch innerhalb des feinen Nervennetzes kommen Überkreuzungen häufig vor. Darüber wird in anderem Zusammenhang noch gehandelt werden.

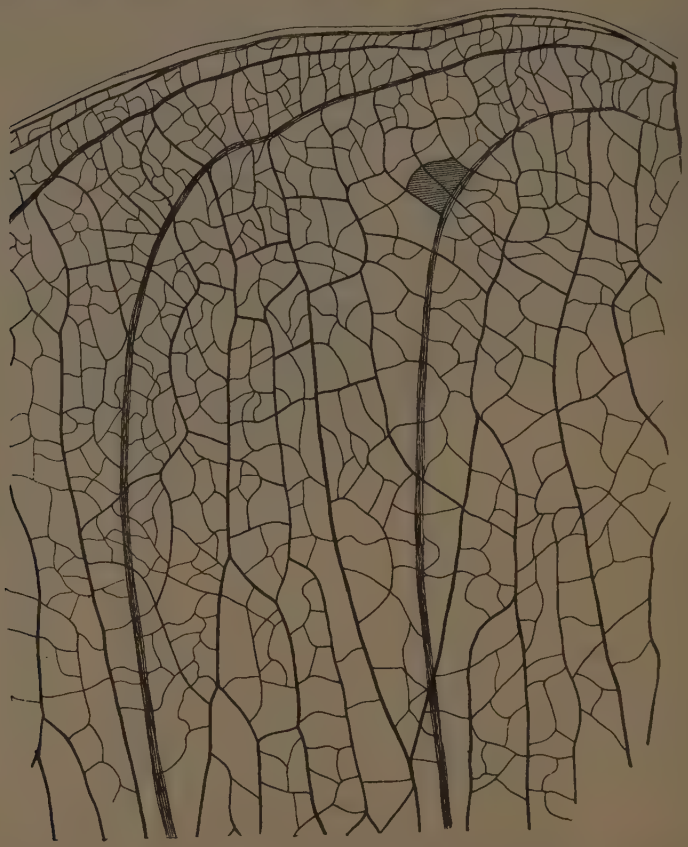


Fig. 87a. Pistia stratiotes. Feine Nervatur eines Folgeblattes. Vergr. 4,5.

Die primären Längsnerven werden auch bei Pistia zuerst angelegt. Auf Mikrotomquerschnitten zeigt sich, daß das embryonale Wachstum von der Unter- zur Oberseite fortschreitet. Während in der Nähe der Unterseite im Blattstiel und in den Rippen das Gewebe bereits im Stadium der Differenzierung ist, sind die Zellen in der Nähe der Oberseite noch embryonal. Das gleiche zeigt sich bei den Leitbündeln.

Fig. 87b. Pistia stratiotes. Der in Fig. 87a schraffierte Teil der Nervatur stärker vergrößert. Zahlreiche Nervenüberkreuzungen, freie Nervenendigungen. Vergr. 36.

Während die primären Leitbündel der Unterseite bereits differenziert sind, sind die darüberliegenden noch in der Entwicklung zurück, am weitesten die inversen der Oberseite. Alle diese Leitbündel entsprechen den Längsnerven zweiter und höherer Ordnung bei den anderen Araceen nicht nur in der Aufeinanderfolge ihrer Entwicklung, sondern auch in ihrem Verlauf. Dort verzweigen sich die Nerven zweiter und höherer Ordnung, die primären jedoch meist wenig oder gar nicht. Ebenso bleiben hier die Leitbündel der Unterseite bis zum apikalen Ende des Blattes unverzweigt, während die übrigen sich gabeln.

Über die Herkunft der inversen Leitbündel an der Oberseite geben

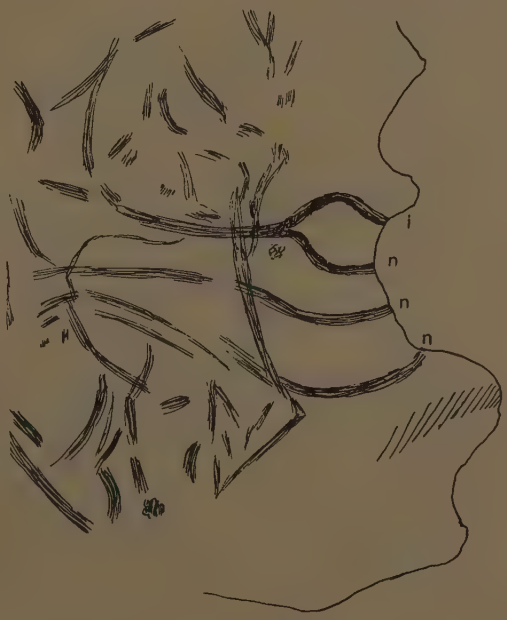


Fig. 88. Pistia stratiotes. Radialschnitt durch die Blattspur. i = inverses Leitbündel; n = normal orientierte Leitbündel. Vergr. 9,3.

am besten Radialschnitte Auskunft. Fig. 88 stellt einen solchen Radialschnitt dar. Die Sproßachse ist gestaucht und die Leitbündel darin sehr zahlreich. Eine Gesetzmäßigkeit in ihrer Anordnung ist darum schwer zu erkennen. Aus diesem Gewirr von Leitungsbahnen treten nun die Blattspurstränge heraus. Während die unteren Leitbündel selbständig ins Blatt heraustreten, entstehen die oberen dadurch, daß sich ein Leitbündel beim Austritt ins Rindengewebe gabelt. Innerhalb der Sproßachse sind die Leitbündel amphivasal. Beim Austritt in die Blattspur stellen sich die Leitungselemente um, so daß das Gefäßbündel kollateral wird, und zwar in der normalen Lage mit dem Holzteil nach oben. Nur beim obersten ordnen sie sich nach der Teilung umgekehrt, die Gefäße treten an der Unterseite zusammen, so daß dieses Leitbündel invers wird.

Fig. 89. Pothos macrophyllus. Junges Blatt. *a*, *b*, *c* = Primärnerven. Vergr. 4,5.

III. Zwischenformen.

Hierher gehört ein großer Teil der Gattung Pothos, und zwar die Sektion Eupothos, während die zweite Sektion, Allopothos, in der Nervatur den einfacheren Anthurien (Anth. Martianum) ähnlich ist.

Die Entwicklung der Nervatur soll hier am Beispiel von

Pothos macrophyllus de Vriese

näher beschrieben werden.

Das Blatt entwickelt sehr früh eine mächtige Vorläuferspitze, die später verkümmert und abstirbt. Dann gliedert es sich in Oberblatt und Blattgrund, indem der obere Teil in die Breite wächst und eine langgestreckte Lamina entwickelt. Nur eine kleine Zone am Grund des Oberblattes wächst in die Dicke, genau wie bei Blättern der übrigen Arten. Aber hier bleibt das interkalare Längenwachstum aus, so daß der Blattstiel auch im ausgewachsenen Blatt nur angedeutet ist. Fig. 89 gibt ein schon ziemlich weit entwickeltes Stadium wieder. Links und rechts vom Mediannerv *a* erscheint ein primärer Längsnerv *b*. In der Blattscheide verlaufen sie parallel zum Mediannerv; nach dem Durch-

tritt durch den Stiel weichen sie allmählich auseinander und gehen in flachem Bogen in die Spitze. Der nächste Längsnerv *c* biegt in der Spreite noch weiter aus. Es kommt dann noch ein dritter seitlicher Längsnerv hinzu, der infolge des flügelartigen Auswachsens der Blattscheide in dieser einen scharfen Bogen macht, durch den engen Blattstiel hindurch in die Spreite gelangt und dort in der Nähe des Randes zur Spitze geht (Fig. 90, Übersicht). Nach außen schließen sich später noch ein oder zwei Nerven an. Diese zweigen jedoch erst über dem Blattstiel vom vorhergehenden Nerv ab.

Inzwischen hat sich am Grund der Vorläuferspitze ein ziemlich kräftiges Nervennetz ausgebildet und von hier aus schreitet die Entwicklung der Queranastomosen nach unten fort. Diese setzen aber nicht rechtwinklig an, sondern stehen schon vom ersten Augenblick an, da man ihre Anlage beobachten kann, schräg. Die untersten von ihnen werden zu sekundären Längsnerven. Sie setzen an den Längsnerv *b* in spitzem Winkel an, nähern sich dem Mediannerv und laufen parallel zu ihm in einer schwachen Mittelrippe hinunter zur Sproßachse (Fig. 89). Am oberen Ende verzweigen sie sich und die Äste setzen ebenfalls in spitzem Winkel an den Längsnerv *b* an (vgl. Fig. 90). Diese herablaufenden Nerven sind zu vergleichen mit den Längsnerven zweiter und höherer Ordnung einerseits bei den bogennervigen Araceen, wie Aglaonema und Zantedschia, die sich ebenfalls an die primären Längsnerven ansetzen und nach oben allmählich durch regelrechte Queranastomosen abgelöst werden; andererseits haben sie eine Parallele in den Längsnerven zweiter Ordnung bei den Anthurien, die sich ähnlich verhalten (Anth. ellipticum) und sich auch mehr oder weniger verzweigen. Auch zwischen den Längsnerven *b* und *c* (Fig. 89) bilden sich alsbald von der Spitze ausgehend Querverbindungen. Diese sind ebenfalls schon in ihrer ersten erkennbaren Anlage schräg gestellt. Aber hier kommen keine sekundären Längsnerven mehr vor. Ebenso verhalten sich die Querverbindungen im schmäleren Abschnitt zwischen den Längsnerven *c* und *d*.

Fig. 90. Pothos macrophyllus. Übersicht über die Nervatur des fertigen Blattes. $^3/_4$ natürl. Gr.

Ähnlich ist der Verlauf der Verbindungsnerven in der Blattscheide. Der Mediannerv *a* und die beiden ersten seitlichen Längsnerven *b* sind

hier eng beisammen. Zwischen ihnen kann sich keine besondere Nervatur entwickeln. Die Nerven *b* und *c* dagegen haben größeren Abstand voneinander. Die Verbindungen zwischen ihnen setzen unter sehr spitzem Winkel an und laufen nahezu parallel zu den Primärnerven basalwärts. Oben gabeln sie sich ähnlich wie die entsprechenden Nerven in der Blattspreite zwischen *a* und *b*. Die Verbindungen zwischen *c* und *d* weichen stärker von der Parallelrichtung ab, aber nach der Basis zu gehen sie auch allmählich in die Längsrichtung über.

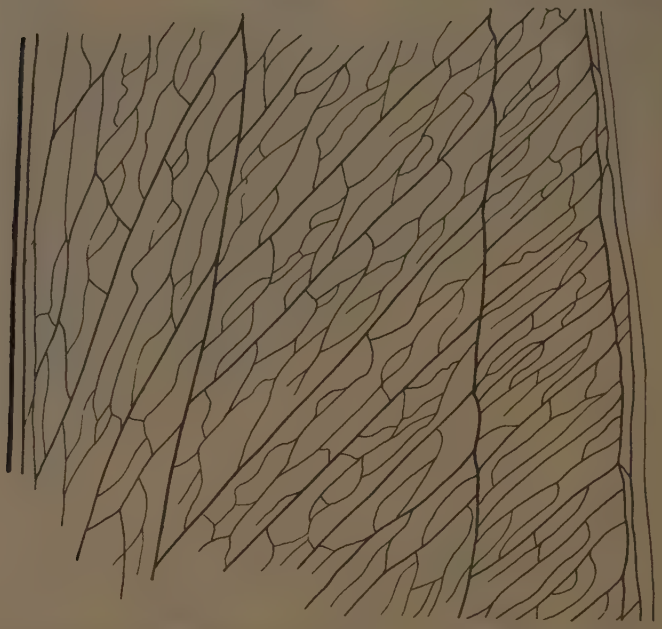


Fig. 91. Pothos macrophyllus. Feinere Nervatur. Freie Nervenendigungen häufig Vergr. 6.

Fig. 91 zeigt einen Teil der feineren Nervatur. Der Raum zwischen den schrägen Querverbindungen wird durchzogen von einem Netz feiner Leitbündel. Sie verzweigen sich mehrfach und die Äste legen sich oft an die benachbarten Quernerven an. Häufig kommt es vor, daß die letzten Verzweigungen der feinen Nervatur nicht mehr voll zur Entwicklung gelangt sind und frei im Blattgewebe endigen.

Ein Querschnitt durch die Blattscheide (Fig. 92 a) zeigt eine merkwürdige Anordnung der Leitbündel. In der Mitte treffen wir den

Mediannerv *a* und zu beiden Seiten die durch ihre Stärke ausgezeichneten Längsnerven (*b*, *c*, *d*, *e*). Zwischen ihnen erscheinen zwei Reihen von Leitbündeln. Die eine ist auf der Unterseite der Blattscheide mit normaler, die andere auf der Oberseite mit inverser Orientierung. Häufig entspricht einem Leitbündel der Unterseite ein inverses der Oberseite. Letztere entstehen durch Abzweigung von jenen der Unterseite, wobei der Siebteil sich zuerst loslöst und nach der Oberseite wendet. In Fig. 92a ist ein solches

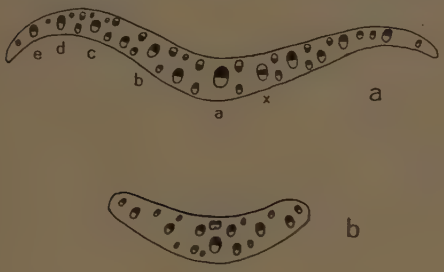


Fig. 92. Pothos macrophyllus. a) Querschnitt durch die Blattscheide. Die kleineren Leitbündel stehen in zwei Reihen, die oberen sind invers. Bei × ist ein Leitbündel in Teilung begriffen. b) Querschnitt durch den Blattstiel. Alle Leitbündel sind normal orientiert. Vergr. 7,5.

Fig. 93. Pothos Loureirii. Vollständige Nervatur eines Blattes. Vergr. 4,5.

Leitbündel im Begriff sich zu teilen (×). Eine Partie des Siebteils ist bereits nach der Oberseite gewandert. Die Teilungen geschehen hauptsächlich im unteren Teil der Blattscheide, seltener bereits vor dem Austritt aus der Sproßachse. Hier stehen noch sämtliche Leitbündel in einer Reihe. Die inversen Leitbündel verschwinden innerhalb der Blattscheide wieder, indem sie in der gleichen Weise wie sie sich abgezweigt haben, auch wieder in die benachbarten Nerven einmünden oder auch schon vorher sich in die normale Lage drehen. Bei den inversen Leitbündeln handelt es sich also immer nur um kleinere Stränge von untergeordneter Bedeutung. Im Querschnitt durch den Blattstiel (Fig. 92b) ist kein einziges inverses Leitbündel mehr zu sehen.

Die Nervatur von Pothos Loureirii Hook. et Arn. stimmt mit derjenigen der vorigen Art überein. Fig. 93 gibt die ganze Nervatur wieder. Die Zahl der primären Längsnerven ist geringer und auch das Netz der feineren Nervatur ist bedeutend einfacher, wie die Figur zeigt. Inverse Leitbündel kommen nicht vor und freie Nervendigungen nur selten. Auf einem Querschnitt durch die Blattscheide stehen sämtliche Leitbündel in einer Reihe.

Die gleiche Nervatur wie Pothos hat auch die Gattung Pothoidium. Es stand nur Herbarmaterial zur Verfügung. Blattscheide und Blattspreite sind hier noch viel länger gestreckt; der Stiel ist noch kürzer und breiter und erscheint nur als eine Einkerbung im linealischen Blatt. Auch der Verlauf der Nerven stimmt damit überein. Er ist fast vollkommen parallel wie in Grasblättern und auch die untergeordneten Nerven zweiter Ordnung weichen kaum davon ab.

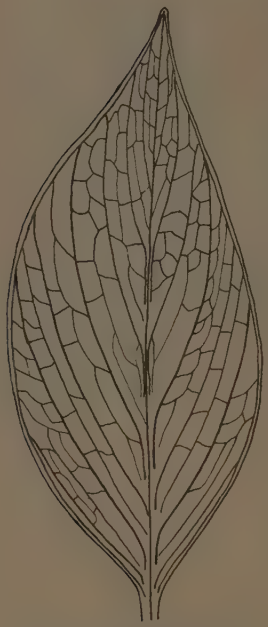


Fig. 94. Raphidophora decursiva. Jugendblatt. Vergr. $1^1/_2$.

Ein anderer Typ der Blattnervatur wird vertreten von der Unterfamilie der Monsteroideae. Ein paar Vertreter dieser Familie, nämlich Stenospermatium und Spathiphillum wurden bereits unter I besprochen unter den Blättern mit bogiger Nervatur. Auch eine größere Zahl anderer Gattungen zeigt die gleiche Nervatur. Bei vielen anderen ist sie komplizierter. So kommen bei Raphidophora neben Arten mit spathiphyllumähnlicher Nervatur auch andere vor, deren Nervatur nicht so einfach ist.

Zuerst soll hier

Raphidophora decursiva Schott

besprochen werden.

Da Keimpflanzen mit Primärblättern nicht zur Verfügung standen, so wurden die ersten Blätter von Seitensprossen zur Untersuchung herangezogen. Fig. 94 stellt ein solches Jugendblatt dar. Das Blatt ist asymmetrisch. Die Nervatur ist einfach und derjenigen der Spathiphyllumarten ähnlich. Es sind einige primäre und dazwischen sekundäre Längsnerven vorhanden. Der Raum zwischen ihnen ist abgeteilt durch Nervenäste, die sich oft zu sympodialen Längsnerven zusammensetzen.

Die Queranastomosen sind einfach und stehen untereinander durch wenige längsgerichtete Leitbündel in Verbindung.

Die folgenden Blätter werden größer und breiter. Dann tritt auf beiden Seiten eine Spaltung der Blattspreite ein, so daß das Blatt dreiteilig wird mit einem großen Mittellappen und zwei kleineren Seiten-

Fig. 95a. Raphidophora spec. Junges Stadium eines Folgeblattes. Die Spreite ist bereits durchlöchert. Blattstiel und Mittelrippe wurden bei der Präparation gequetscht. *a*, *b*, *c*, *d*, *e* = Primärnerven. Vergr. 6.

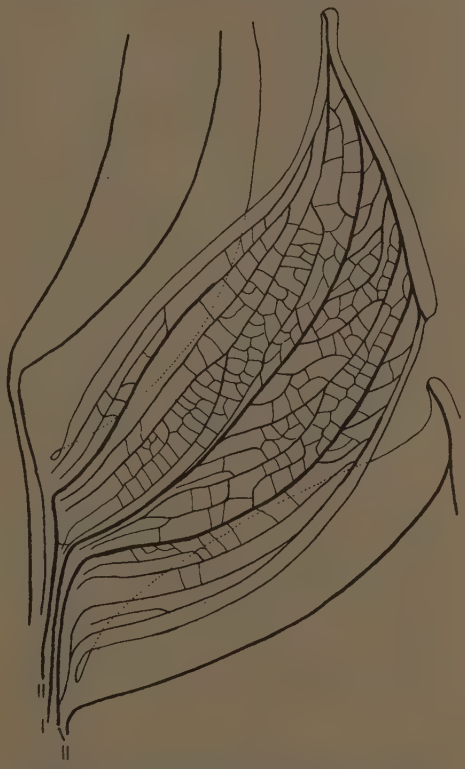


Fig. 95b. Raphidophora decursiva. Fieder eines weiter entwickelten Blattes. *I* = Primärnerv, *II* = Sekundärnerven. Vergr. 6.

lappen. Bei den späteren Blättern wird die Blattspreite nach der Basis zu immer länger, es kommen neue primäre und sekundäre Längsnerven hinzu und die Zahl der Fiedern wird immer größer. Fig. 95a zeigt ein sehr junges Entwicklungsstadium eines Folgeblattes. Die primären Längsbündel sind bereits zum größten Teil in Holz- und Siebteil differenziert. Sie treten nacheinander aus der Mittelrippe in die Blattspreite hinaus und gehen zum Rand. Dort vereinigen sie sich später

zu einem sympodialen Randnerv. Schon sehr früh beginnt auch die Spaltung der Blattspreite. In Fig. 95a haben sich zwischen den primären Längsnerven Löcher gebildet dadurch, daß gewisse Stellen des Gewebes das Wachstum einstellen und absterben. Mit zunehmendem Flächenwachstum werden die Lücken immer größer und schließlich hängen die einzelnen Abschnitte des Blattes am Rand nur noch durch einen schmalen Gewebestreifen zusammen, in dem der sympodiale Randnerv verläuft. Da das Wachstum in den einzelnen Teilen des Blattes verschieden ist, insbesondere in der Mitte stärker als am Rande, so entstehen Spannungen, durch die die Gewebebrücken am Rand bei der Entfaltung des Blattes abreißen. Das Endergebnis ist ein fiederteiliges Blatt, das aber auf ganz andere Weise entstanden ist als die Fiederblätter bei anderen Araceen. Fig. 95b stellt eine Blattfieder von einem weiter fortgeschrittenen Stadium dar. Die Fiederblättchen sind besonders in der Mitte in die Breite gewachsen und überdecken sich teilweise. Später wachsen sie noch stark in die Länge. Die Gewebebrücken am Rand sind hier infolge der Präparation gerissen. Die primären Längsnerven (I) sind bereits vollständig differenziert. Zu beiden Seiten ist ein sekundärer Längsnerv, der in den Randnerv mündet, ebenfalls fast ganz differenziert (II). Neben den primären und sekundären Nerven haben sich weitere Längsnerven höherer Ordnung eingeschaltet, die hier erst in der Anlage vorhanden sind. Sie sind gewöhnlich Äste der größeren, besonders der Sekundärnerven, die aus der Mittelrippe des Blattes herauskommen, im Fiederblättchen ungefähr parallel zu den Primär- und Sekundärnerven laufen und schließlich in diese einmünden. Die dem Primärnerv benachbarten gehen mit diesem ein Stück weit gemeinsam und bilden mit ihm eine Seitenrippe, bis sie schließlich in einem spitzen Winkel abzweigen. Weiter außen gibt auch der Primärnerv selbst Äste nach beiden Seiten ab, die in die anderen Längsnerven oder auch direkt in den Randnerv einmünden. Im ausgewachsenen Blatt ist auch diese Nervatur stark in die Länge gestreckt und nahezu parallel.

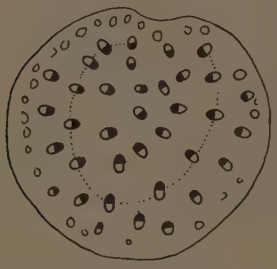


Fig. 95c. Raphidophora decursiva. Querschnitt durch den Blattstiel des Stadiums von Fig. 95b. Vergr. 19,5.

Zwischen all diesen Längsnerven beginnt die feinere Nervatur sich auszubilden. Es entstehen zunächst hauptsächlich Querverbindungen, deren Anlagen ursprünglich meist ungefähr rechtwinklig ansetzen, später

im ausgewachsenen Blatt aber schräg stehen. Fig. 95c zeigt einen Querschnitt durch den Blattstiel desselben Blattes. Die Verteilung der Leitbündel stimmt mit der bei den übrigen Araceen überein und bedarf keiner weiteren Erklärung. Fig. 96 zeigt ein Stück der feineren Nervatur neben einer Seitenrippe. Die Sekundärnerven divergieren schwach von der Seitenrippe weg. Zwischen ihnen erstrecken sich Querverbindungen

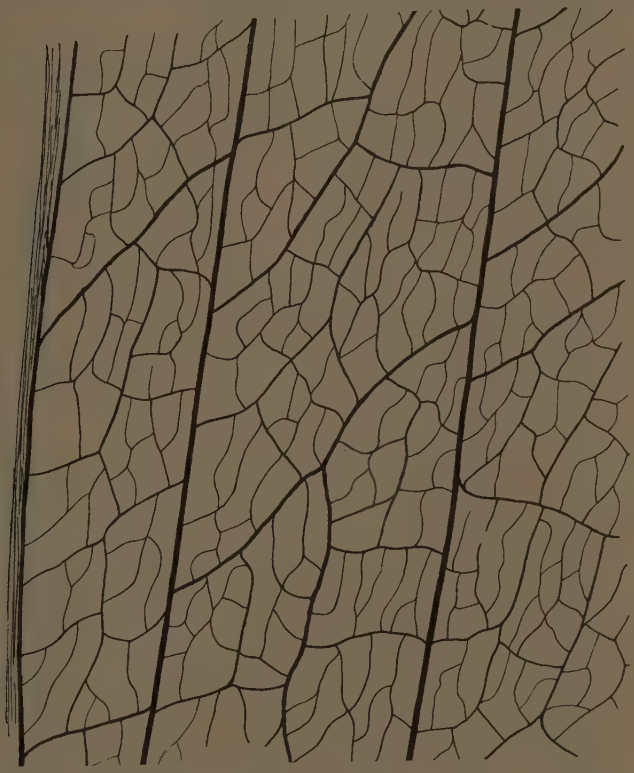


Fig. 96. Raphidophora decursiva. Feinere Nervatur. Vergr. 4,5.

meist in sehr schräger Richtung. Die Felder zwischen ihnen werden wieder in zwei bis mehrere ungefähr gleich große Teile zerlegt und diese wieder durch die feinsten Nervenverzweigungen in ungefähr gleich große Felder aufgeteilt. Nur die der Seitenrippe benachbarten Felder sind meist größer. Die feinsten Nervenverzweigungen verlaufen überwiegend in der Längsrichtung, stellenweise sind sie aber auch durch die benach-

barten Querverbindungen in ihrer Richtung beeinflußt. Bei den feinsten Gefäßbündeln, die zuletzt angelegt werden, und deren Richtung durch das Flächenwachstum des Blattes nicht mehr viel verändert wird, tritt auch der rechtwinklige Ansatz viel deutlicher hervor als bei den größeren Nerven.

Nervenüberkreuzungen konnten bei Raphidophora decursiva nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Ebenso sind freie Nervenendigungen selten.

Fig. 97 zeigt noch einen Querschnitt durch eine Seitenrippe. Einige Leitbündel gruppieren sich um das primäre Leitbündel in der Mitte. Ein kleines Leitbündel der Oberseite ist hier invers. Solche oder quer orientierte kommen in den Seitenrippen vereinzelt vor.

Fig. 97. Raphidophora decursiva. Querschnitt durch eine Seitenrippe. Bei × ein inverses Leitbündel. Solche kommen hier gelegentlich vor. Sklerenchymgewebe schraffiert. Vergr. 10,5.

Eine abweichende Nervatur besitzt die Art

Raphidophora celatocaulis Knoll.

Hier gibt es eine Jugend- und eine Folgeform, die in der Blattgestalt voneinander sehr verschieden sind. Die Jugendform wurde früher als eigene Art zur Gattung Pothos gerechnet. Fritz Knoll konnte die Zusammengehörigkeit beider Formen nachweisen und sie als Raphidophora bestimmen. Fig. 98 zeigt ein junges Blatt der Jugendform. Das Blatt ist asymmetrisch. Die Blattscheide ist stark entwickelt und umfaßt die Sproßachse; der Blattstiel ist ganz kurz, so daß die Blattscheide unmittelbar an die Spreite grenzt. Die Nervatur der Jugendform erinnert in ihrem Aufbau sehr an Pothos. Zuerst entwickeln sich die primären Längsnerven, die aus der Sproßachse heraustreten und parallel die Blattscheide durchziehen. Aus der Mittelrippe treten sie nacheinander in die Spreite hinaus und ziehen in einem großen Bogen zum Rand. Dort münden sie ineinander ein und der sympodiale Randnerv verschmilzt in der Vorläuferspitze mit dem Mediannerv. Etwas später wird eine andere, sekundäre Nervatur angelegt. Innerhalb der beiden ersten seitlichen Primärnerven treten aus der Mittelrippe in spitzem Winkel sekundäre Nerven aus, die dann in den ersten seitlichen Längsnerv einmünden oder über ihn hinweggehen und erst in einen der nächsten Primärnerven münden. Im Lauf der weiteren Entwicklung geben die

sekundären und ebenso die primären Nerven Äste ab, die alle in gleicher Weise über mehrere Längsnerven hinweggehen und erst näher am Rand in einen derselben einmünden. Diese Nerven strahlen von der Mittelrippe nach allen Seiten aus. So treffen wir hier beim Jugend-

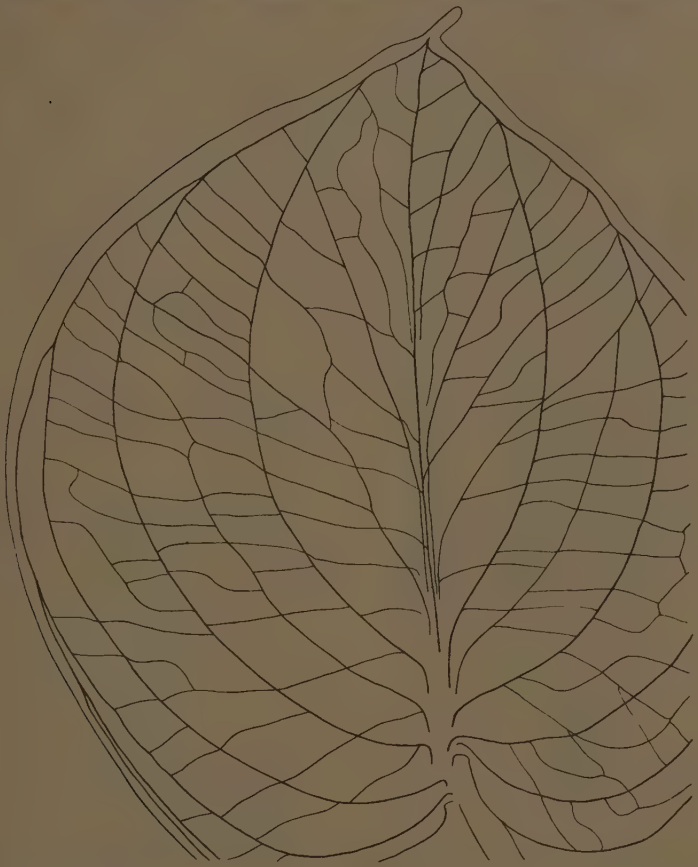


Fig. 98. Raphidophora celatocaulis. Nervatur eines noch nicht fertigen Blattes der Pothos-(Jugend-)Form. Sehr zahlreiche Nervenüberkreuzungen. Vergr. 4,5.

blatt zwei Nervensysteme übereinander, das erste mit perikliner, das zweite mit antikliner Richtung der Nerven. Das zweite System, das sich später entwickelt als das der primären Nerven, überkreuzt das erste auf der Oberseite des Blattes. Auch bei Pothos sind bereits diese beiden Hauptrichtungen der Nervatur zu erkennen, allerdings der

Blattform entsprechend etwas modifiziert (vgl. Pothos, Fig. 89 und 90). Aber dort schließen sich beide Richtungen eng aneinander an, es kommen

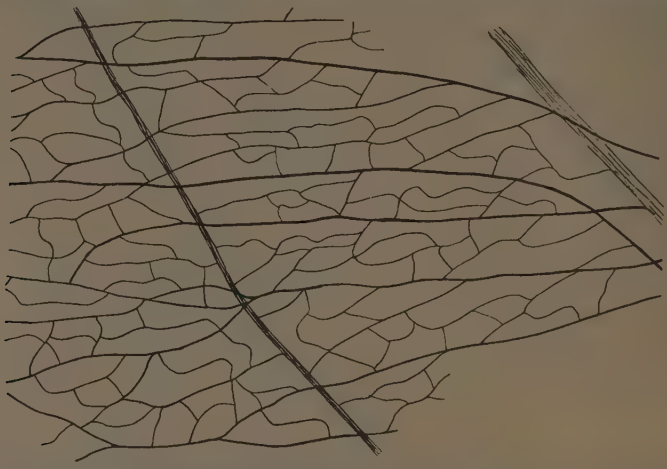


Fig. 99. Raphidophora celatocaulis. Feinere Nervatur der Pothosform. Viele Nervenüberkreuzungen. Vergr. 4,5.

keine Nervenüberkreuzungen vor, während hier die beiden Richtungen durch die zahlreichen Überkreuzungen eine gewisse Selbständigkeit gewinnen.

Fig. 99 zeigt ein Stück der feineren Nervatur eines ausgewachsenen Jugendblattes. Auch hier bleiben die Nervenüberkreuzungen bestehen.

Fig. 100. Raphidophora celatocaulis. Pothosform. a) Querschnitt durch die Blattscheide. b) Querschnitt durch die Mittelrippe. Vergr. 6.

Die Sekundärnerven verzweigen sich mehrfach. Die Zweige verlaufen ungefähr parallel oder in sehr spitzem Winkel zu ihrem Stammnerv. Zwischen ihnen dehnt sich die feinere Nervatur in einem unregel-

mäßigen Netz aus. Die feineren Nerven treten teils mit den Sekundärnerven, teils mit den Primärnerven in Verbindung. Fig. 100 a und b geben Querschnitte durch Blattscheide und Mittelrippe wieder. Die Anordnung der Leitbündel zeigt nichts Abweichendes. Ausgesprochen inverse Leitbündel kommen kaum vor, wohl aber manchmal quergestellte.

Zwischen der Jugend- und Folgeform vermitteln Übergangsblätter. Fig. 101 stellt ein solches Übergangsblatt dar. Die Nervatur ist die gleiche wie beim Jugendblatt. Das Blatt schmiegt sich nicht mehr wie jenes der Unterlage an. Der Blattstiel ist etwas deutlicher entwickelt, er ist etwa 1 mm lang. Der elliptischen Blattform hat sich auch die primäre Nervatur angepaßt. Die Zahl der Primärnerven ist größer geworden. Sie treten in viel spitzerem Winkel aus der Mittelrippe hinaus, bilden mit mehreren Leitbündeln eine Seitenrippe; am Rand bilden sie einen schwachen sympodialen Randnerv. Zwischen ihnen sind noch Längsnerven zweiter und dritter Ordnung eingeschaltet, die zum Teil eine Strecke weit mit den Primärnerven gemeinsam in der Seitenrippe verlaufen. Über dieses einfache primäre lagert sich auch hier das sekundäre Nervensystem in ganz gleicher Weise wie im Jugendblatt. In Fig. 101 ist das sekundäre System nur auf einer Seite mit seinen größeren Nerven eingezeichnet. Die feinere Nervatur gleicht derjenigen des Jugendblattes.

Fig. 101. Raphidophora celatocaulis. Übersicht über die Nervatur eines Übergangsblattes. Viele Nervenüberkreuzungen. $^3/_8$ natürl. Gr.

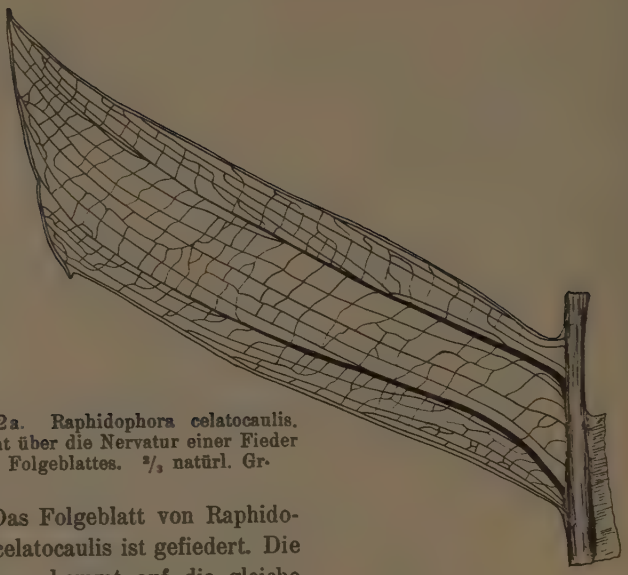


Fig. 102a. Raphidophora celatocaulis. Übersicht über die Nervatur einer Fieder eines Folgeblattes. $^2/_3$ natürl. Gr.

Das Folgeblatt von Raphidophora celatocaulis ist gefiedert. Die Fiederung kommt auf die gleiche Weise zustande wie bei Raphidophora decursiva. Fig. 102a zeigt an einer Fieder eine Übersicht über die Nervatur, die derjenigen des Übergangsblattes gleicht. Jede Fieder wird von ein bis zwei Seitenrippen

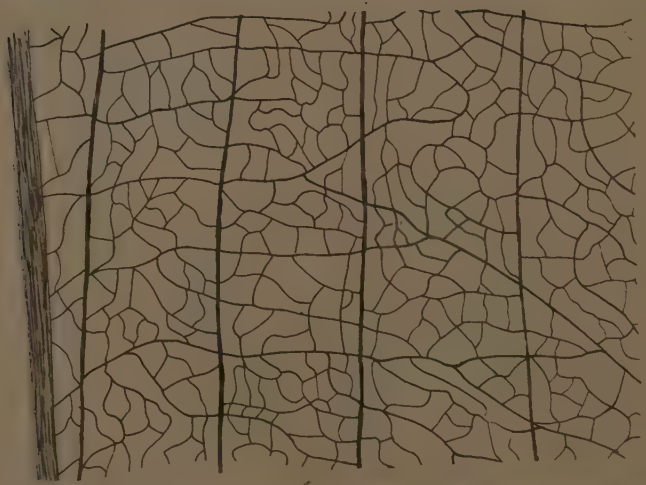


Fig. 102b. Raphidophora celatocaulis. Feinere Nervatur eines Folgeblattes. Vergr. 4,5.

durchzogen. Die Nerven des primären Systems treten unter größerem Winkel als im Übergangsblatt aus der Mittelrippe aus und gehen in einem leichten Bogen zum Rand. Darüber lagern sich die Nerven des sekundären Systems, nur mit dem Unterschied, daß sie die Primärnerven nicht in einem spitzen Winkel überqueren wie im Jugend- und Übergangsblatt, sondern meist annähernd rechtwinklig. Fig. 102 b zeigt einen Teil der Nervatur des Folgeblattes. Die feinen Leitbündel verlaufen hier regellos in allen Richtungen. Das feine Nervennetz tritt wie bei der Jugend- und Übergangsform mit den Nerven des primären und sekundären Systems in Verbindung.

Fig. 103 stellt einen Querschnitt durch den Blattstiel dar. Alle Leitbündel sind wie bei Raphidophora decursiva von einer Sklerenchymscheide umgeben, die aber der Einfachheit halber nicht eingezeichnet ist. Die Verteilung der Leitbündel bietet nichts Auffälliges und stimmt mit der bei Raphidophora decursiva überein. Inverse Leitbündel sind nicht vorhanden.

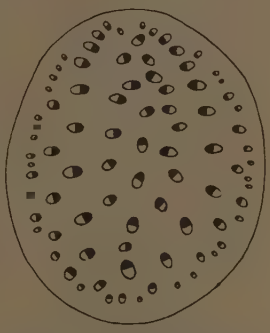


Fig. 103. Rhaphidophora celatocaulis. Querschnitt durch den Blattstiel. Das Sklerenchymgewebe ist der Übersichtlichkeit halber nicht eingezeichnet. Vergr. 6.

Auch in der Gattung

Monstera

kommen neben Arten mit einfacherer Nervatur andere vor mit einer Nervatur, deren Ausgestaltung weiter fortgeschritten ist. Letztere sind gewöhnlich Arten mit großen und kräftigen Blättern.

Als Beispiel der einfacheren Formen soll zuerst Monstera acuminata C. Koch besprochen werden.

Das Blatt ist asymmetrisch. Die größten und kräftigsten Blätter sind zwischen den Primärnerven durchlöchert. Fig. 104 stellt ein einfaches Blatt dar. Die Entwicklung vollzieht sich ähnlich wie bei den Arten mit gewöhnlichen bogennervigen Blättern (z. B. Aglaonema). Die primären Längsnerven gehen zum Teil selbständig zur Spitze, zum Teil vereinigen sie sich am Rand miteinander. Dazwischen schalten sich sekundäre Nerven ein. Ein Teil der Nerven höherer Ordnung entspringt von den Primärnerven, ein anderer Teil entsteht durch Verzweigung von Leitbündeln, die selbständig aus der Sproßachse kommen. Im Querschnitt durch den Blattstiel sind diese letzteren im zentralen Teil zu finden. Die primären Längsnerven geben aber auch innerhalb der Spreite manchmal Äste ab, die in einen benachbarten Längsnerv

münden oder auch selbständig zum Rand gehen. Der Raum zwischen den Längsnerven wird an manchen Stellen gegliedert durch Nervenäste, die sich in der Längsrichtung aneinanderreihen. An anderen Stellen wieder wird er durch einfache Queranastomosen geteilt. Die feineren Nervenverzweigungen laufen meist den Längsnerven annähernd parallel.

In Blattscheide und Blattstiel sind einzelne inverse Leitbündel vorhanden. Aber aus der Sproßachse kommen sie alle in normaler Orientierung heraus. Im oberen Teil des Blattstiels oder in der Mittelrippe drehen sich die inversen Bündel wieder in die normale Lage.

Ein Beispiel für die größeren Arten ist

Monstera deliciosa Liebm.

Die Nervatur unterscheidet sich nicht wesentlich von derjenigen einfacherer Arten.

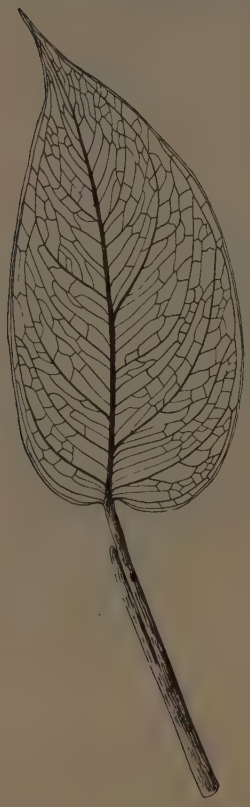


Fig. 104. Monstera acuminata. Übersicht über die Nervatur des Folgeblattes. $^1/_2$ natürl. Gr.

An Stelle von Primärblättern wurden die ersten Blätter von Seitensprossen zur Untersuchung herangezogen. Fig. 105 zeigt ein solches Jugendblatt. Die Nervatur erinnert einerseits an die des Blattes von Monstera acuminata (vgl. dort Fig. 104), andererseits an die Nervatur der Jugendblätter bei solchen Anthurien, deren Spreite an der Basis stark entwickelt ist (z. B. Anth. Grusonii). Die Nervatur folgt bei allen dem gleichen Schema.

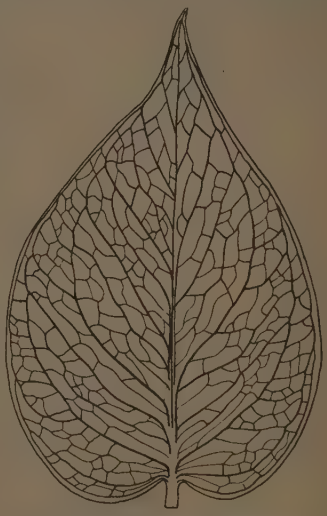


Fig. 105. Monstera deliciosa. Übersicht über die Nervatur des Jugendblattes. Natürl. Gr.

Das Folgeblatt von Monstera deliciosa hat eine durchlöcherte Blattspreite. Die Löcher kommen auf die gleiche Weise zustande, wie bei

Raphidophora decursiva, aber sie gehen häufig nicht bis zum Rand und daher ist das Blatt oft nicht fiederig. Die Nervatur ist nur die weitere Ausgestaltung der Nervatur des Jugendblattes. An der Spitze des Folgeblattes stimmt sie noch mit ihr überein.

Die Fig. 106 zeigt ein junges Entwicklungsstadium eines Folgeblattes. In der Spreite wurde hier nur ein einziges Loch gebildet, das bis an den Rand reicht. Der Gewebestreifen am Rand ist infolge der Präparation gerissen. In der Figur sind die Leitbündel, die bereits Gefäßelemente ausgebildet haben, kräftig ausgezogen, diejenigen, die erst in der Anlage vorhanden sind, mit dünnen Linien gezeichnet.

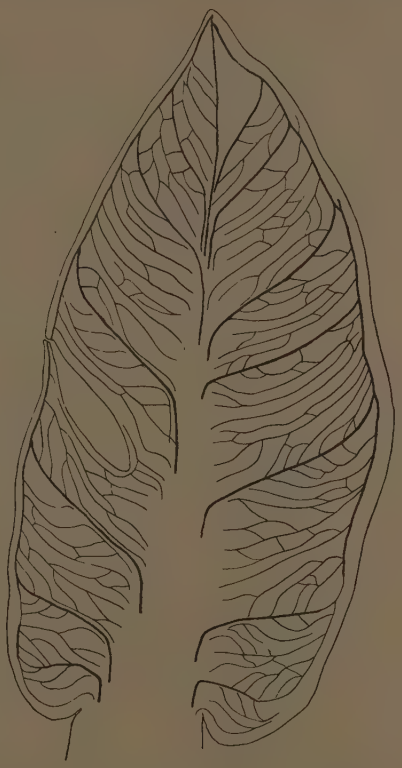


Fig. 106. Monstera deliciosa. Junges Entwicklungsstadium eines Folgeblattes. Die bereits differenzierten Primärnerven sind kräftig ausgezogen, die Nervenanlagen mit dünnen Linien eingezeichnet. Vergr. 4,5.

Die Anlage der Nervatur beginnt hier ebenso wie bei allen anderen Araceen. In der gewöhnlichen Reihenfolge entstehen von innen nach außen die primären Längsbündel. Am Rand bilden sie einen sympodialen Randnerv, der sich in der Blattspitze mit dem Mittelnerv vereinigt. Die Längsnerven zweiter und höherer Ordnung haben ihren Ursprung wie bei Raphidophora von eigenen Leitbündeln, die in der Mitte oder an der Oberseite des Blattstiels verlaufen und in der Mittelrippe mehrfach Äste in die Spreite abgeben, oder sie sind Zweige der primären Längsnerven. Sie treten im Raum zwischen den Primärnerven aus der Mittelrippe aus und gehen parallel zu ihnen zum Blattrand. Wo in der Spreite eine Lücke entstanden ist, werden sie zur Seite gedrängt und ziehen am Rand der Lücke entlang, teilweise laufen sie auch am Rand der Lücke zusammen. Die den Primär-

nerven benachbarten Längsnerven höherer Ordnung dagegen treten gemeinsam mit diesen heraus und bilden mit ihnen eine Seitenrippe. Erst nach kürzerem oder längerem gemeinsamen Verlauf treten sie in einem Bogen aus der Seitenrippe heraus und gehen dann den übrigen Längsnerven

Fig. 107. Monstera deliciosa. Feinere Nervatur eines Folgeblattes. S = Seitenrippe, l = Längsnerven. Vergr. 4,5.

parallel zum Rand. Überdies geben die Primärnerven selbst Äste ab, die sich ebenso verhalten. Oft reihen sich mehrere solcher Äste hintereinander und einer mündet in den andern ein. Nach der Basis der Blattspreite zu werden immer mehr Längsnerven höherer Ordnung in die Seitenrippen einbezogen, so daß die zwischen den Seitenrippen aus

der Mittelrippe austretenden und parallel nach dem Rand laufenden Längsnerven immer mehr zurücktreten gegenüber den Bogennerven, die aus den Seitenrippen kommen. Da das Blatt später noch stark in die Breite wächst, so wird die um die Seitenrippen gruppierte Bogennervatur nachträglich stark in die Länge gestreckt, aber sie tritt immerhin auch dann noch deutlich hervor.

Diese Entwicklung der Längsnervatur leitet hinüber zu einem Typ, der bei den nachher zu behandelnden Alocasioideae sehr ausgeprägt ist. Die gleiche Tendenz wurde bereits früher bei den Philodendren festgestellt (vgl. Phil. Corsonianum und Phil. triumphans).

Fig. 107 zeigt ein Stück der feineren Nervatur. Der Raum zwischen den Längsnerven (*l*) ist gegliedert entweder durch Querverbindungen, die meist schräg gerichtet sind, oder durch Äste der Längsnerven, die sich aneinanderreihen zu einem sympodialen Längsnerv, der infolge seiner Zusammensetzung gewöhnlich in einer unregelmäßigen Zickzacklinie verläuft. Auf diese Weise entstehen Felder von ungefähr gleicher Größe, aber sehr verschiedener Form (siehe Fig. 107). Auch diese werden wieder in kleinere Felder zerlegt in früher schon beschriebener Weise (vgl. Symplocarpus, Fig. 30). Die Teilung geschieht so, daß das Feld durch ein oder mehrere Leitbündel in zwei, drei oder mehr ungefähr gleich große Teile zerlegt wird (siehe Fig. 30). Die so entstandenen kleinen Felder werden nochmal gegliedert durch feine Leitbündel, die meist ziemlich regellos verlaufen. Nur ganz vereinzelt wurden innerhalb des feinen Nervennetzes auch Nervenüberkreuzungen gefunden.

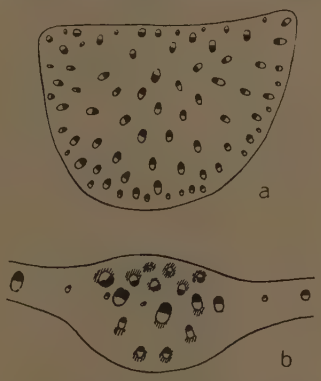


Fig. 108. Monstera deliciosa. Querschnitt a) durch den Blattstiel, b) durch eine Seitenrippe in der Nähe der Mittelrippe. Sklerenchym schraffiert, in a der Deutlichkeit halber weggelassen. Vergr. a = 6, b = 12.

Fig. 108a zeigt einen Querschnitt durch den Blattstiel. Die Leitbündel sind scheinbar regellos verteilt. Eine Anordnung im Halbkreise ist infolge ihrer großen Zahl nicht erkenntlich. Im oberen Teil des Querschnittes ist ein Teil der Leitbündel invers orientiert. Diese finden sich bereits in der Blattscheide. Schnitte von einer anderen Monstera (M. dubia?) zeigten, daß die inversen Leitbündel nicht aus der Sproßachse herauskommen, sondern von anderen Leitbündeln kurz nach ihrem

Austritt unter Drehung in die inverse Lage abzweigen. Das gleiche wurde ja auch schon bei Pothos macrophyllus festgestellt. Die inversen Leitbündel gehen nun auch mit den übrigen in die Mittelrippe hinauf und verzweigen sich in die Seitenrippen hinein. Auf einem Querschnitt durch eine Seitenrippe (Fig. 108 b) sehen wir das große primäre Gefäßbündel umgeben von einer Schar von Bündeln höherer Ordnung. Mehrere davon, die auf der Blattoberseite verlaufen sind invers. Schneidet man die gleiche Seitenrippe näher dem Rand, so sieht man, daß hier alle inversen Leitbündel verschwunden sind. Soweit es sich nicht um kleine Anastomosen handelt, sind sie inzwischen in die Blattspreite hinausgetreten und haben sich dabei in die normale Lage gedreht.

Die Unterfamilie der Colocasioideae besitzt einen eigenen Typ der Blattnervatur, der dadurch auffällt, daß zahlreiche Nerven aus den Seitenrippen austreten und die Richtung nach dem Blattrand einschlagen. Teilweise bilden sie im Raum zwischen den Seitenrippen sympodiale Nerven, die ebenfalls zum Rand gehen. Ansätze zu dieser Art der Nervatur finden sich einerseits bei den sonst viel einfacheren Philodendren (Ph. triumphans), andererseits bei den Folgeblättern von Monsteroideen (Monstera deliciosa) Hier nun ist sie ausgebildet bis zu sehr komplizierten Formen mit einem dichten Nervennetz.

Untersucht wurde aus dieser Unterfamilie Caladium bicolor, einige Arten von Alocasia, ferner Colocasia fallax, ein paar Arten von Xanthosoma, Syngonium podophyllum und die ebenfalls zu dieser Unterfamilie gehörige Art Ariopsis peltata.

Bei

Caladium bicolor Vent.

ist die Blattnervatur übersichtlich. Fig. 109 zeigt ein schon ziemlich weit fortgeschrittenes Entwicklungsstadium eines Folgeblattes. Die bereits entwickelten Leitbündel sind ausgezogen, von den erst in der Anlage vorhandenen die wichtigsten durch Strichelung angedeutet. Die Ausbildung der primären Längsnerven geschieht in der gleichen Art und Reihenfolge wie bei den anderen bereits behandelten Araceen. Ihr Austrittswinkel aus der Mittelrippe ist um so größer, je jünger sie sind und je weiter unten sie aus der Mittelrippe austreten. Bei den meisten Varietäten von Caladium bicolor wachsen nicht nur die Blattohren aus, sondern mit ihnen auch ein dazwischenliegendes Stück der Oberseite des Blattstiels, so daß die beiden Blattohren miteinander verwachsen erscheinen. Sowohl der Mittelnerv *a* wie die anderen primären Längsnerven zweigen von ihrem distalen Ende nach unten fortschreitend nach beiden Seiten Äste ab. Diese bilden zunächst mit den Primär-

nerven meist annähernd einen rechten Winkel, biegen aber dann bald zum sympodialen Randnerv um, in den sie einmünden. Diejenigen Äste, die näher bei der Mittelrippe aus den seitlichen Längsnerven abzweigen, münden in der Mitte zwischen diesen ineinander und gehen gemeinsam zum Randnerv. In diese Äste setzen sich dann nach der Mittelrippe zu abwechselnd von links und rechts neue Äste an und auf diese Weise entstehen sympodiale im Zickzack verlaufende Nerven zwischen den primären Längsnerven (Fig. 109 z. B. zwischen *b* und *c*, *c* und *d*). Das mediane Leitbündel selbst verzweigt sich nur in seinem obersten Teil. Inzwischen haben sich in der Mittelrippe sekundäre Längsbündel gebildet, die meist selbständig durch Blattscheide und Blattstiel heraufkommen. Unterhalb der Zweige des Medianbündels treten nun diese Sekundärbündel aus der Mittelrippe heraus und gehen in einem Bogen zum Randnerv wie die Äste des Medianbündels selbst. Sie können aber auch schon vorher in einen dieser Äste einmünden. Auch die sekundären Leitbündel geben schon innerhalb der Mittelrippe häufig Äste ab, welche die seitlichen Primärnerven begleiten und weiter außen in die Spreite abbiegen.

Während innerhalb des Blattes die Nervatur in ihren Hauptumrissen entwickelt wird, bildet sich außerhalb des sympodialen Randnervs eine eigene Randnervatur. Es entsteht außen ein zweiter Randnerv, der aus Ästen des inneren Randnervs gebildet wird. Mit diesem steht er außerdem durch zahlreiche, meist

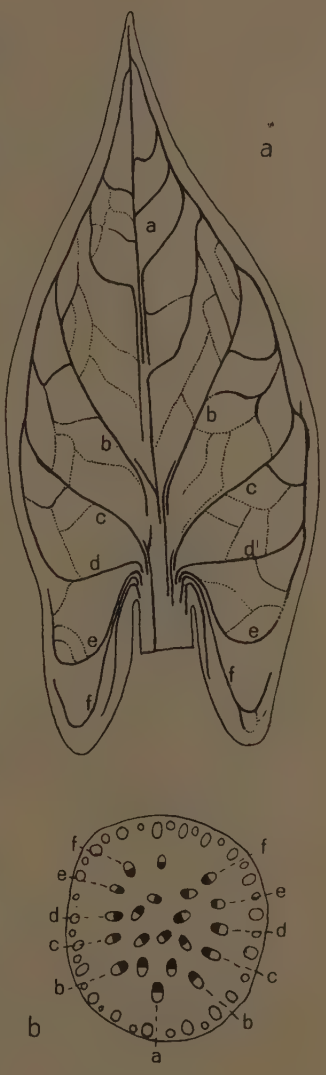


Fig. 109. Caladium bicolor. a) Nervatur eines jungen Entwicklungsstadiums. *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* = Primärnerven. Vergr. 6. b) Querschnitt durch den Blattstiel. Vergr. ca. 17.

rechtwinklige Queranastomosen in Verbindung. Noch weiter außen entwickelt sich dann in sehr geringem Abstand ein dritter und vierter Randnerv mit unregelmäßigem Verlauf. Sie setzen sich aus kleinen Zweigen der nächstinneren Nerven zusammen.

In Fig. 110 ist ein Stück der feineren Nervatur dargestellt. Zwischen den zuerst entstandenen Ästen der primären Längsnerven haben sich kleinere Äste in großer Zahl gebildet, die jenen parallel laufen und bogenförmig in die größeren münden. Sie entspringen teils von den Primärnerven, teils von den Zweigen der Sekundärnerven in den Seitenrippen (Fig. 110). Dann folgen ungefähr rechtwinklige Querverbindungen. Die feinsten Nervenverzweigungen sind teils längs-, teils querverlaufend und teilen die Flächen in kleine Felder von meist rechteckiger Form und ungefähr gleicher Größe. Der rechtwinklige Ansatz der Nerven tritt bei Caladium auch im ausgewachsenen Blatt sehr deutlich hervor.

Fig. 110. Caladium bicolor. Feinere Nervatur. Vergr. 4,5.

Bei Caladium sind Nervenüberkreuzungen nichts seltenes. Die feineren Nerven gehen manchmal über die größeren Äste der Primärnerven hinüber. Ebenso überkreuzen sich die feineren Nerven öfter untereinander. Noch häufiger sind Überkreuzungen in der Nähe des Randes. Kleine und auch größere Nervenäste aus der Blattspreite gehen über den inneren Randnerv hinweg und verbinden sich mit dem Nervennetz zwischen diesem und dem zweiten Randnerv, oder mit dem zweiten Randnerv selbst. Auch hier ziehen wie bei Raphidophora celatocaulis die kleineren, später entstandenen Nerven auf der Oberseite des Blattes über die größeren, älteren Nerven hinweg.

Der Leitbündelverlauf in Blattscheide und Blattstiel ist einfach. Sie treten ungefähr in zwei Reihen aus der Sproßachse heraus. Die kleinen Leitbündel der unteren Reihe verzweigen sich gelegentlich in Blattscheide und Blattstiel, so daß ihre Zahl nach oben größer wird. Im Blattstiel bilden sie den äußersten Kreis in der Nähe der Oberfläche (Fig. 109, noch nicht fertig entwickelt). In der Blattspreite liefern sie hauptsächlich die Nerven höherer Ordnung, die zwischen den Seitenrippen in die Blattfläche hinaustreten. Ein Teil von ihnen begleitet auch die Seitenrippen. Die Leitbündel der oberen Reihe verteilen sich bald nach ihrem Austritt aus der Sproßachse und ordnen sich im Blattstiel in der bei den Araceen gewöhnlichen Art. Fig. 109 zeigt ihre Verteilung in einem jungen Blattstiel. Außen sind die primären Leitbündel in einem Halbkreis angeordnet und innen verteilen sich die übrigen Leitbündel zweiter und höherer Ordnung.

Inverse Leitbündel kommen in Blattscheide und Blattstiel gelegentlich vor. Ihr Ursprung und Verlauf ist der gleiche wie bei den übrigen Arten (z. B. Anthurien, Monstera acuminata). Die Seitenrippen enthalten außer einem primären Längsnerv nur wenige Leitbündel, unter welchen keine inversen mehr vorkommen.

Die Nervatur von

Alocasia und **Colocasia**

stimmt mit der von Caladium überein, ist jedoch gewöhnlich viel reicher entwickelt. Die Folgeblätter sind ja auch in der Regel viel größer und auch die Blattlamina ist nicht so dünn und zart wie bei Caladium. Fig. 111 zeigt ein Jugendblatt von einem Adventivsproß von Colocasia fallax Schott. Der Nervenverlauf ist noch einfach, läßt aber den Typus der späteren Nervatur bereits erkennen. Sekundäre Längsnerven begleiten nur den Mediannerv und die beiden ersten seitlichen Primärnerven und haben noch geringe Bedeutung.

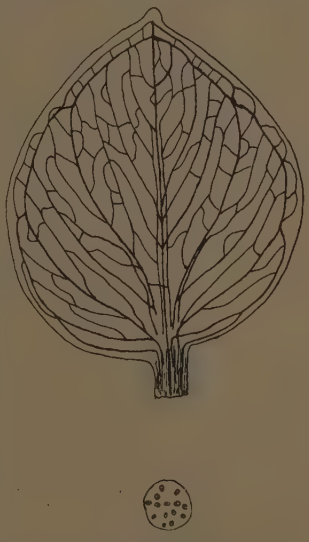


Fig. 111. Colocasia fallax. Jugendblatt. Vergr. 6,75. Stielquerschnitt. Vergr. 10,5.

Eine andere Nervatur besitzt das Primärblatt einer Keimpflanze von Alocasia odora C. Koch (Fig. 112). Es ist mehr dem Jugendblatt von Monstera deliciosa (Fig. 105) ähnlich. Aber die Unterschiede gegen

Colocasia fallax sind nicht wesentlich und wohl hauptsächlich durch die Form des Blattes bzw. durch die Verteilung des Flächenwachstums in ihm bedingt.

In einem der nächsten Primärblätter von Alocasia odora ist die Entwicklung schon weiter geschritten. Die Nervatur sieht bereits derjenigen von Caladium sehr ähnlich. Die Primärnerven bilden einen sympodialen Randnerv. Außer diesem ist ein zweiter und dritter Randnerv entstanden. Die Zahl der sekundären Längsnerven ist bereits größer. Die seitlichen Primärnerven verlaufen in der Blattspreite in Seitenrippen mit mehreren sekundären Leitbündeln. Aus diesen Seitenrippen treten auch in großer Zahl die charakteristischen Äste aus, die zum Randnerv gehen und teilweise sympodiale Längsnerven zwischen den Seitenrippen bilden. Die Folgeblätter der meisten Alocasien und Colocasien werden sehr groß. Die Entwicklung der Nervatur beginnt bei ihnen ebenso wie bei den anderen Araceen. Die Zahl der Primärnerven ist bedeutend größer als bei den Primärblättern. Ihr Verlauf ist der gleiche wie etwa im jungen Blatt von Monstera deliciosa (vgl. Fig. 106). Manchmal teilt sich ein primäres Leitbündel in der Mittelrippe und läuft dann in zwei gleichwertigen Ästen durch die Blattspreite. Es bilden sich kräftige Seitenrippen, in welchen mit dem Primärnerv zahlreiche Nerven höherer Ordnung gemeinsam verlaufen. Die Zahl der bogenförmigen Nerven zweiter und höherer Ordnung, die aus den Seitenrippen heraustreten, ist bei den späteren Folgeblättern eine sehr große. Das zeigt Fig. 113 an einem jungen Stadium eines Folgeblattes von Alocasia indica Schott. Diese Bogennerven entstehen durch reichliche Verzweigung der aus der Mittelrippe kommenden Längsnerven erster und zweiter Ordnung und ihrer Äste. Die zuerst entstandenen Bogennerven, die bereits Tracheiden ausgebildet haben, sind in der Figur kräftig ausgezogen. Die Reihenfolge der Entwicklung ist aus

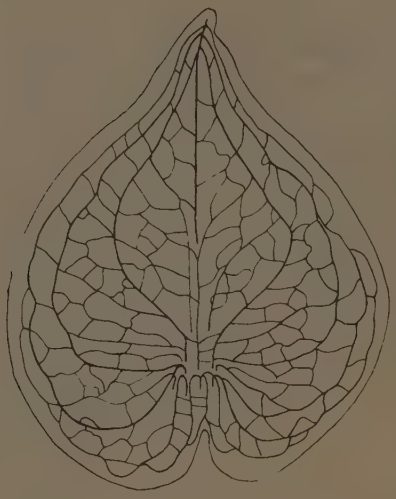


Fig. 112. Alocasia odora. Jugendblatt. Vergr. 6.

der Figur ersichtlich. Zuerst entstanden sind nach den Primärnerven innerhalb der Seitenrippen diejenigen Nerven, die in den Randnerv einmünden (ausgenommen diejenigen, die in nächster Nähe des Randnervs aus der Seitenrippe austreten) oder nahe an ihn herankommen und teilweise bereits Tracheiden gebildet haben, unter ihnen wieder diejenigen, die näher dem Randnerv aus der Seitenrippe entspringen;

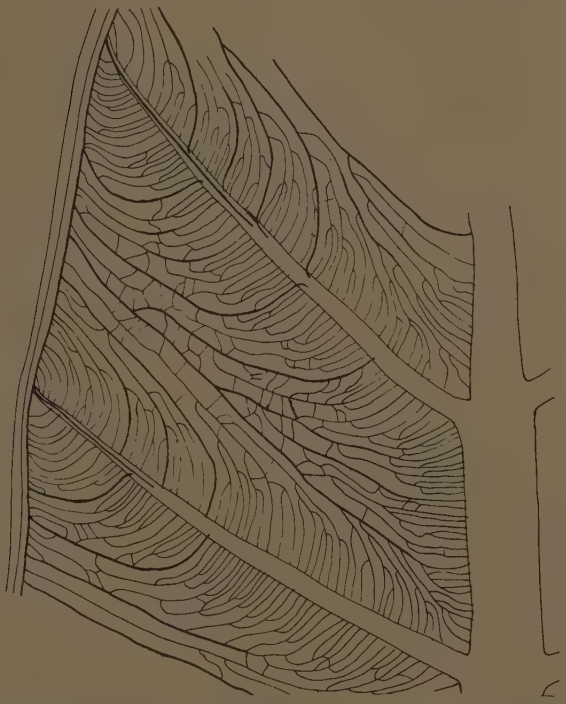


Fig. 113. Alocasia indica. Nervatur eines jungen Blattes. Die differenzierten Nerven sind kräftig ausgezogen, die Nervenanlagen sind mit dünnen Linien gezeichnet. Vergr. 4,5.

die jüngsten sind jene, die bald nach ihrem Austritt schon in einen der übergeordneten Nerven münden. Zuerst sind nur wenige Bogennerven beiderseits der Seitenrippen vorhanden. Aber in dem Maße als der Abstand dieser Nerven voneinander infolge des Flächenwachstums größer wird, schalten sich immer neue mit ähnlichem Verlauf dazwischen ein. In dem in Fig. 113 wiedergegebenen Stadium sind auch die feineren Querverbindungen bereits zum größten Teil angelegt; in der

Figur ist jedoch der größeren Übersichtlichkeit halber nur ein Teil davon eingezeichnet. In Blattscheide und Blattstiel, die sehr kräftig und mit vielen großen Interzellularräumen ausgestattet sind, ist die Zahl der Leitbündel viel größer als bei Caladium. Ihre Verteilung und ihr Verlauf ist aber der gleiche wie dort. Die konzentrische Anordnung in Kreisen oder Halbkreisen ist bei der großen Zahl der Leitbündel kaum mehr kenntlich. Auch zahlreiche inverse Leitbündel kommen vor. Ihr Verlauf ist der gleiche wie bei Caladium. Auch unter den zahlreichen Leitbündeln der Seitenrippen finden sich noch häufig inverse.

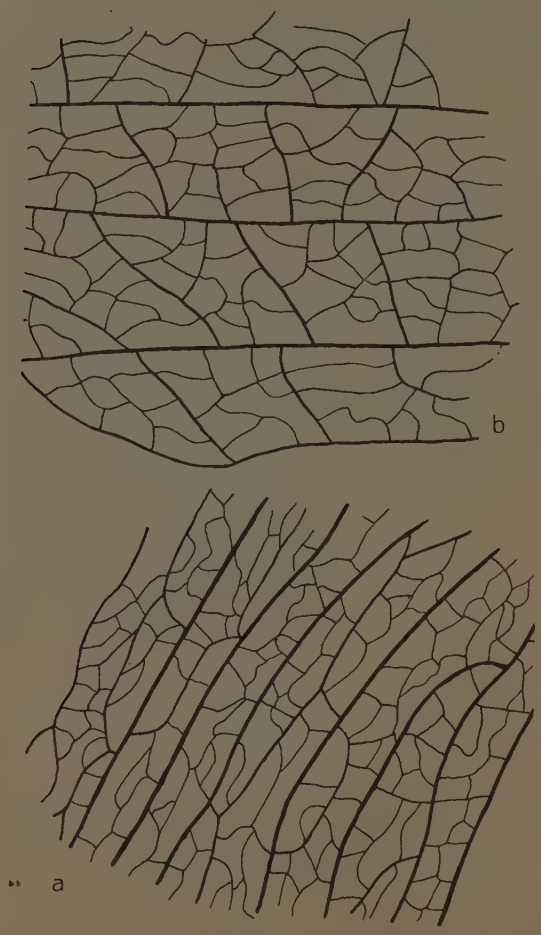


Fig. 114. Alocasia macrorhiza. Feinere Nervatur. a) in der Nähe einer Seitenrippe, b) in der Mitte zwischen zwei Seitenrippen. Vergr. 6.

Fig. 114a zeigt die feinere Nervatur des Blattes von Alocasia macrorrhiza Schott in der Nähe einer Seitenrippe. Die feinen Gefäßbündel verlaufen ziemlich unregelmäßig Einfacher ist die Nervatur in der Mitte zwischen den Seitenrippen, wo die Nervenäste ziemlich parallel zueinander nach dem Blattrand zu gerichtet sind (Fig. 114b). Hier sind die Nerven durch meist schräg gerichtete Queranastomosen verbunden und die Felder zwischen ihnen durch ein feines Netz gegliedert.

Mit der Nervatur von Alocasia stimmt auch die von

Xanthosoma

in den großen Zügen überein. Untersucht wurden hauptsächlich Xanthosoma atrovirens C. Koch und Xanthosoma robustum Schott, zwei

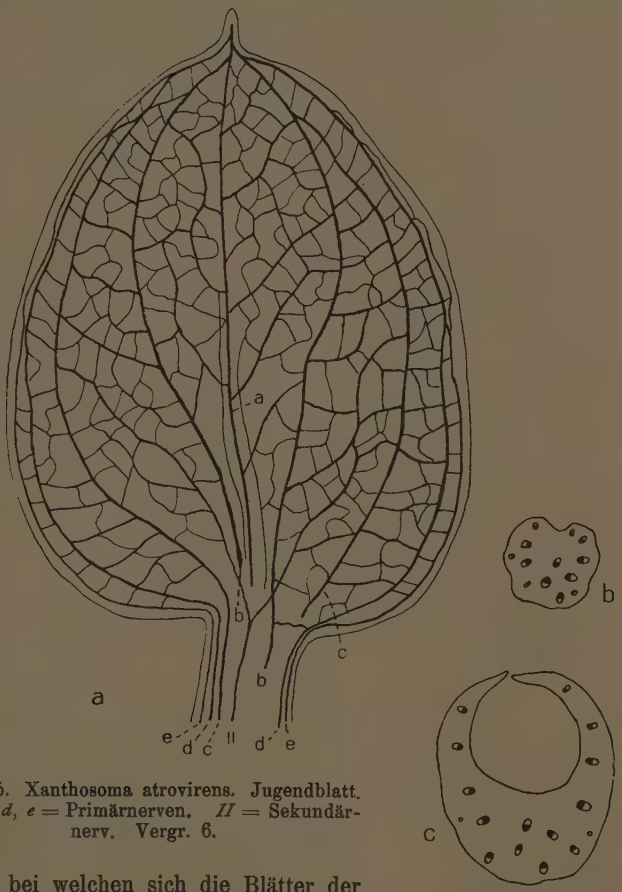


Fig. 115. Xanthosoma atrovirens. Jugendblatt. *a*, *b*, *c*, *d*, *e* = Primärnerven. *II* = Sekundärnerv. Vergr. 6.

Arten, bei welchen sich die Blätter der ausgewachsenen Pflanzen durch gewaltige Größe auszeichnen. Die Spreite erreicht etwa einen Durchmesser von einem Meter. In der Blattnervatur stimmen beide völlig miteinander überein. Außerdem wurde noch Xanthosoma Lindenii Engl. herangezogen.

Fig. 115 a stellt das erste Jugendblatt eines Seitensprosses von Xanthosoma atrovirens dar. Die Nervatur ist hier noch einfacher als

beim Primärblatt von Alocasia odora. Die primären Längsnerven treten schon am Grund der kaum entwickelten Mittelrippe in die Spreite hinaus und gehen hier in einem Bogen zur Blattspitze, in deren Nähe sie sich erst vereinigen. Den Raum zwischen dem Mediannerv *a* und dem ersten Längsnerv *b* durchziehen teils Quernerven, teils längs gerichtete Nerven. Die Nervatur zwischen den Längsnerven *b* und *c* ist die gleiche wie bei den meisten anderen Arten (z. B. Anthurien): im oberen Teil, wo beide Nerven einander nahe gerückt sind, befinden sich einfache Querverbindungen, weiter unten aber, wo der Abstand größer ist, treten an deren Stelle die Zweige eines sekundären Leitbündels, das sich am Übergang vom Blattstiel zur Mittelrippe gabelt (Fig. 115a, II). Zwischen den Nerven *c* und *d*, ferner zwischen *d* und *e* finden sich nur einfache Querverbindungen. In Blattscheide und Blattstiel (Fig. 115b und c) ist die Zahl der Leitbündel noch gering. Im Blattstiel (Fig. 115b) ist die Anordnung der primären Leitbündel in einem Halbkreis kenntlich. Auch ein inverses Leitbündel kommt bereits vor.

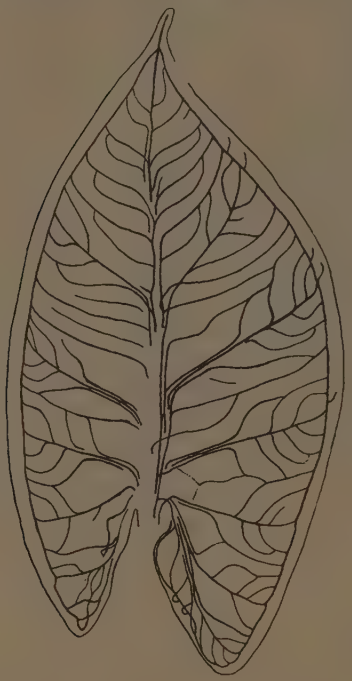


Fig. 116. Xanthosoma atrovirens. Junges Stadium eines späteren Blattes. Von der äußeren Randnervatur sind Ansätze vorhanden. Vergr.

Von dieser einfachen Nervaturform aus entwickelt sich in den folgenden Blättern nach und nach die typische Nervatur der Colocasioideae. Die Blattspreite wird länger und bildet Blattohren aus, die Zahl der Primärnerven wird in den folgenden Blättern immer größer. Sie treten in größerem Winkel aus der Mittelrippe aus. Auch die Zahl der Nerven zweiter und höherer Ordnung und ihrer Zweige wird immer größer. Sie bilden zusammen mit den Primärnerven Seitenrippen. Fig. 116 gibt ein junges Stadium eines solchen späteren Blattes von Xanthosoma atrovirens wieder. Dabei ist von der Blattspitze nach der Blattbasis zu bei jeder folgenden Seitenrippe das Typische der Colocasioideennervatur stärker ausgeprägt. In dem abgebildeten Stadium sind auch

bereits Ansätze der zweiten Randnervatur vorhanden, die sich in der gleichen Weise ausbildet wie bei Caladium. Auch auf dem Stielquerschnitt ist die Zahl der Leitbündel größer als beim Primärblatt, ihre Anordnung aber nicht mehr so regelmäßig.

Die Entwicklung des Folgeblattes vollzieht sich in ähnlicher Weise wie bei Alocasia (vgl. dort Fig. 113). Die zahlreichen eingeschalteten Bogennerven höherer Ordnung münden aber sehr häufig nicht in den nächstgelegenen übergeordneten Bogennerv ein, sondern gehen über mehrere hinweg, um sich schließlich mit einem der weiter entfernten zu vereinigen. Außerdem geben alle diese Bogennerven, die zuerst entstandenen ebenso wie die jüngsten, Nervenäste ab, welche schräg nach der Seitenrippe und dem Rand zu verlaufen und die von ihnen angetroffenen Bogennerven im rechten Winkel überkreuzen.

Inzwischen beginnt außerhalb des sympodialen Randnervs ein zweiter und dann in geringem Abstand von ihm ein dritter Randnerv sich zu entwickeln. Zwischen erstem und zweitem Randnerv entstehen zunächst einfache Querverbindungen. Aber auch viele Bogennerven höherer Ordnung, die in der Nähe des Randes aus den Seitenrippen austreten, gehen über den inneren Randnerv hinüber und münden in den zweiten Randnerv, einzelne Äste von ihnen sogar in den dritten. Ebenso verhalten sich viele Äste der übrigen Bogennerven. Zwischen dem zweiten und dritten Randnerv bilden sich fast nur noch einfache Querverbindungen und wenige feinere Leitbündel.

Da die Blattspreite noch stark in die Breite wächst, ist die Bogennervatur im fertigen Blatt gewöhnlich stärker nach dem Rand zu gestreckt als im Jugendstadium. Fig. 117 zeigt ein kleines Stück der fertigen Nervatur ungefähr in der Mitte zwischen zwei Seitenrippen. Die Bogennerven (b) und die aus ihnen entspringenden Aste (b_1) laufen in diesem Stück ungefähr parallel zueinander in der Richtung zum Blattrand. Darüber ist ein Nervennetz mit großen unregelmäßigen Maschen gelagert. Die Nerven dieses Netzes gehen teils über die parallelen Nerven hinweg, teils münden sie in diese ein. Dazwischen breitet sich ein dichtes Netz feiner Leitbündel mit sehr unregelmäßigem Verlauf aus. Auch innerhalb dieses Netzes kommen häufig Nervenüberkreuzungen vor.

An den Nervenüberkreuzungen ist bemerkenswert, daß stets das jüngere, später entstandene Leitbündel an der Blattoberseite über das ältere hinwegzieht. Das obere Leitbündel legt sich an der Überkreuzungsstelle quer, d. h. der Siebteil liegt hier nicht unter, sondern neben dem Holzteil. Sonst sind alle Leitbündel normal orientiert. Fig. 118a zeigt

eine solche Nervenüberkreuzung im Blatt von Xanthosoma atrovirens von oben. Fig. 119a gibt einen Mikrotomschnitt wieder, in dem das ältere untere Leitbündel quer geschnitten ist. In Fig. 119b dagegen

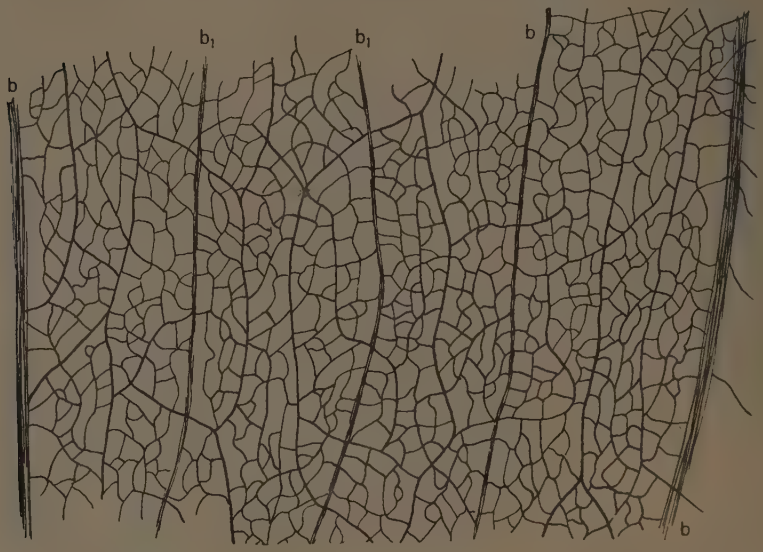


Fig. 117. Xanthosoma atrovirens. Feinere Nervatur in der Mitte zwischen zwei Seitenrippen. Zahlreiche Nervenüberkreuzungen. Vergr. 6.

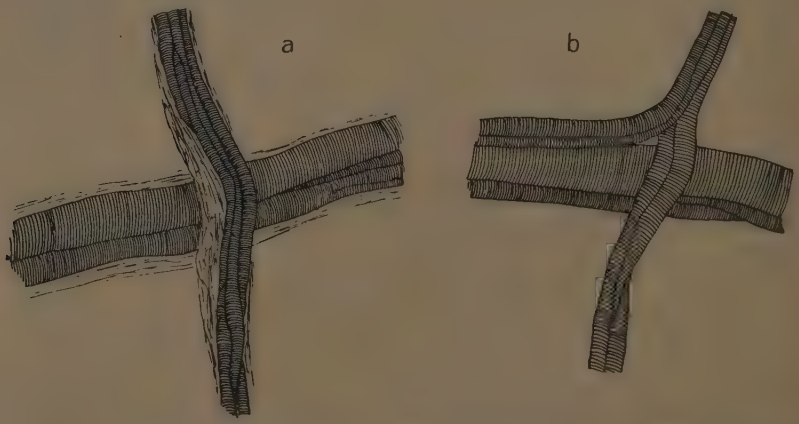


Fig. 118. Xanthosoma atrovirens. a, b = Nervenüberkreuzungen von oben. Bei b legen sich zwei Tracheiden an den darunter laufenden Nerv an. Vergr.

ist das untere Leitbündel längs, das obere quer getroffen. Letzteres zeigt die Querlage des kleinen überkreuzenden Bündels. Oft, aber bei weitem nicht immer, tritt das überkreuzende Bündel mit dem darunter hinziehenden in Verbindung, indem eine oder zwei Tracheiden angelegt werden, die umbiegen und gemeinsam mit dem darunterliegenden Leit-

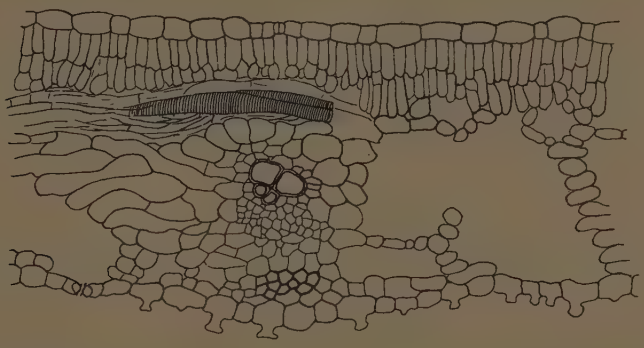


Fig. 119a. Xanthosoma atrovirens. Schnitt durch eine Nervenüberkreuzung. Der untere Nerv ist quer, der obere längs getroffen. Vergr. 100.

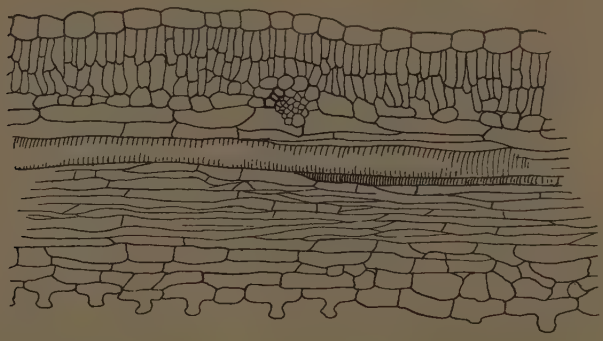


Fig. 119b. Xanthosoma atrovirens. Schnitt durch eine Nervenüberkreuzung. Der untere Nerv ist längs, der obere quer getroffen. Der letztere zeigt schräge Lage. Vergr. 100.

bündel weiterziehen (eine solche Verbindung zeigt Fig. 118b). Diese nachträgliche Herstellung einer Verbindung wurde auch schon bei Orontium aquaticum festgestellt.

In Blattscheide und Blattstiel, die bei Xanthosoma atrovirens und Xanthosoma robustum sehr kräftig sind, ist die Zahl der Leitbündel

sehr groß. Ihre Anordnung ist ebenso wie bei den Alocasien oder bei Monstera deliciosa (vgl. dort Fig. 108a). Zahlreiche inverse Leitbündel kommen vor an der Oberseite der Blattscheide und im mittleren und oberen Teil des Querschnittes durch den Blattstiel. Ebenso finden sich noch in den sehr kräftigen Seitenrippen viele inverse Leitbündel, die jedoch unter Drehung in die normale Lage in die Spreite hinaustreten. In der Nähe des Randes sind keine inversen Leitbündel mehr in den Seitenrippen und auch in der Blattlamina wurden keine gefunden.

Auch bei Xanthosoma Lindenii, dessen Blätter nicht so groß sind, ist die Nervatur die gleiche; nur die Zahl der Leitbündel, die Blattscheide und Blattstiel durchziehen, ist bedeutend geringer.

Bei

Syngonium podophyllum Schott

ist das Blatt fußförmig wie bei Sauromatum und auch seine Entwicklung geht in ähnlicher Weise vor sich durch Auswachsen an der Basis. Primärblätter hatte ich nicht zur Verfügung. Diese dürften wohl einfach herz- oder pfeilförmig sein. Die Pflanze bildet sogenannte Flagellen, herabhängende Sprosse mit langen Internodien und spärlichen kleinen Blättern. Diese Blätter sind pfeilförmig oder dreilappig. Bei den Blättern der Klettersprosse ist die Zahl der Teilblättchen verschieden groß. Oft sind auf der einen Seite mehr Blättchen entwickelt als auf der anderen Seite desselben Blattes (das gleiche wie bei Helicodiceros). Ein neu entstehendes Blättchen ist oft schon bei den vorausgehenden Blättern angedeutet durch eine Ausbuchtung an der Stelle, wo es entstehen soll. Auch der benachbarte Längsnerv macht hier eine Ausbuchtung. Im nächstfolgenden Blatt kommt dann dieses hier angedeutete Blättchen erst voll zur Entwicklung. Die Nervatur ist bei den Blättern der Flagellen und der Klettersprosse gleich. Sie richtet sich nach dem Typ von Alocasia. In dem jungen Stadium von Fig. 120a ist dieser Typus deutlich zu erkennen. Die Zahl der aus den Seitenrippen austretenden Bogennerven ist hier viel geringer als bei Alocasia. In den Seitenrippen verlaufen neben dem Primärnerv nur wenige kleinere Leitbündel. Ein großer Teil der Nerven höherer Ordnung tritt selbständig ungefähr parallel zueinander aus der Mittelrippe heraus; sie münden erst weiter außen ineinander oder in die aus den Seitenrippen herauskommenden Bogennerven. Die feinere Nervatur ist verhältnismäßig einfach. Wo die Längsnerven und Bogennerven einigermaßen parallel zueinander laufen, finden sich ziemlich regelmäßige Queranastomosen, wo sie sich aber gegeneinander neigen oder sonst unregel-

mäßig verlaufen, wird auch die untergeordnete Nervatur unregelmäßig. Der rechtwinklige Ansatz der Leitbündel tritt in dem später entwickelten feineren Nervennetz ziemlich deutlich hervor.

Die Zahl der Leitbündel, die aus der Sproßachse heraustreten, ist hier viel geringer als bei den mächtigen Alocasia- und Xanthosoma-arten. Aber die Verteilung in Blattscheide und Blattstiel ist die gleiche (vgl. Fig. 120 b und c). Nur die Anordnung der Primärbündel in einem Halbkreis ist hier wegen der geringen Zahl der Leitbündel viel deutlicher. Der Verlauf der kleinen Leitbündel an der Außenseite ist so, wie er schon bei Caladium geschildert wurde. Im Inneren der Blattscheide und des Blattstiels sind zahlreiche inverse Leitbündel vorhanden. Wie Längsschnitte durch die Blattspur (Fig. 121) zeigen, drehen sie sich erst beim Austritt aus der Sproßachse in diese Lage. In der Blattspreite aber

Fig. 120. Syngonium podophyllum. a) Junges Stadium eines Folgeblattes. Die Nervenanlagen sind punktiert. Vergr. 6. b) Querschnitt durch die Blattscheide. Vergr. 18. c) Querschnitt durch den Blattstiel. Vergr. 12.

Fig. 121. Syngonium podophyllum. Randwinkel durch die Übergangszone zweier benachbarter Sektoren übereinandergelegt. Das innere Leitbündel dreht sich beim Austritt aus der Sprossachse in die inverse Lage. Vergr. 12.

sind alle wieder normal orientiert. Nur in den Mittelrippen der Blättchen kommen noch inverse und quergestellte vor.

Zur Unterfamilie der Colocasioideae gehört auch

Ariopsis peltata Nimmo.

Hier weicht die Blattnervatur äußerlich vom Alocasiatyp ab. Fig. 122 gibt eine Übersicht. Die Seitenrippen mit den Primärnerven treten schon am Grund der Mittelrippe fingerförmig in die Spreite hinaus. Die Zahl der von den Seitenrippen ausgehenden Nerven ist geringer als bei den übrigen Colocasioideae. Sie vereinigen sich teilweise zu einem sympodialen Längsnerv in der Art, wie es bei den Anthurien, Pinellia, Sauromatum gefunden wurde. Teilweise gehen diese Äste auch in einem spitzen Winkel von ihrer Seitenrippe weg geradlinig zum sympodialen Randnerv oder zur nächstunteren Seitenrippe.

Die Zahl der Leitbündel in Blattscheide und Blattstiel ist gering, ihre Anordnung sehr regelmäßig. Auch inverse Leitbündel kommen manchmal vor.

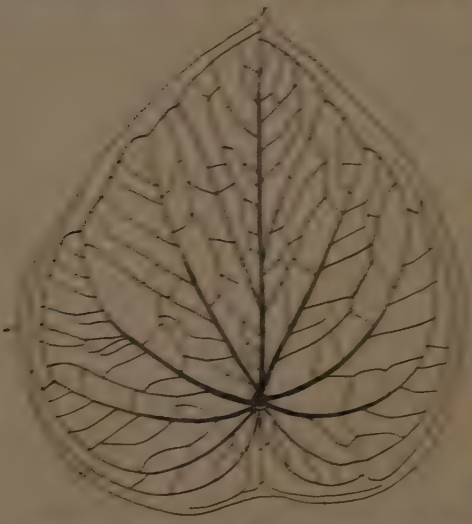


Fig. 122. Ariopsis peltata. Übersicht über die Blattnervatur $^1/_1$, natürl. Gr.

B.

I. Über die Bedeutung der inversen Leitbündel.

Das Vorkommen von inversen Leitbündeln in den Blättern gewinnt ein besonderes Interesse im Zusammenhang mit der Phyllochen-

theorie der Monokotyledonen. Bereits De Candolle hatte den Gedanken ausgesprochen, daß viele Monokotyledonen Phyllodien seien. Bülmer, welche die Spreite verloren und als Ersatz dafür den Blattstiel vergrößert haben. Hensen erweiterte diese Theorie, indem er die Behauptung aufstellte, die Blattgrenzen, wie sie bei manchen Monokotyl., z. B. den Aroideen vorkommen, seien keineswegs normale, daß der Blattrand sich an seinem apikalen Ende stark verbreitert habe. Diese Blattflächen seien also gar keine Spreiten, sondern Erscheinungen für verlorengegangene wirkliche Blattspreiten. Demnach wäre auch die Nervenform, die schon Bülmer oft anzweifelte, nicht überall auf Vorgänge der Ontogenie, sondern nur eine Nachahmung derselben. A. Arber hat die Phyllodientheorie von neuem aufgegriffen und begründet. Freilich gestalte sie, daß diese Theorie ebenso schwierig zu beweisen wie zu widerlegen sei. Bereits Goebel und später Strasburger haben sich mit dieser Theorie beschäftigt und gezeigt, daß sich die Gestaltung der Monokotyledonen einfacher erklären lasse. In ähnlicher Weise hat sich auch Peters ausgesprochen. Nun ist bei Arber das besondere Wert auf die inversen Leitbündel gelegt, deren Vorkommen eine Stütze für die Phyllodientheorie sein soll. Sie waren darauf hin, daß eines der Hauptmerkmale der Phyllodien das Vorhandensein einer zweiten Reihe von Leitbündeln sei, die invers sind, d. h. den Holzteil der Umrisse des Bastes zugekehrt haben. Dadurch unterscheiden sie sich von den echten Laminn. Allerdings haben auch alle Phyllodien diese inversen Bündel. Aber selbst nun: Das Vorhandensein von inversen ähnlichen Leitbündeln in Monokotyledonen kann als Stütze für die Phyllodientheorie gelten. Das Fehlen solcher inverser Leitbündel entkräftet die Theorie nicht. Bei den Aroideen sind inverse Leitbündel niemals weit verbreitet. Doch haben sie, wie die vorgegebenen Untersuchungen gezeigt haben, nur geringe Bedeutung. Es sind immer nur unregelmäßige Leitbündel, die verhältnismäßig spät entwickelt werden und im Blattstiel in der sekundären Anordnungsweise verlaufen. Sie treten gewöhnlich erst unterhalb der Spreitenbasis in die inverse Lage und in der Spreite sind wieder alle normal orientiert. Inverse Bündel kommen also nur in Blattstiele, Blattstiel und Mittelrippe bei großen Blättern auch noch in den Seitenrippen vor, in der Lamina aber nur ganz selten. Wenn die Zahl der Leitbündel in Blattstiele und Blattstiel sehr groß ist, wie z. B. bei Xanthosoma, dann sind natürlich auch viel mehr inverse vorhanden als wenn ihre Zahl gering ist. Freilich bemerkt es auch Arber noch nicht als Zeichen von Phyllodienstruktur, wenn sich inverse Leitbündel nur im Blattstiel

und Mittelrippe finden. Unter den Araceen findet sie die anatomischen Merkmale dieser Struktur nur bei Acorus und Pistia. Bei Acorus zeigt die Entwicklung des Blattes (Fig. 1), wie die Schwertform in Wirklichkeit zu deuten ist. Auch die Verteilung der Leitbündel und ihre Orientierung ergibt sich von selbst aus der Art der Blattentwicklung. Aber auch bei Pistia berechtigen die inversen Leitbündel nicht zu dem Schluß, daß es sich um Phyllodien handle. Im Primärblatt gibt es keine inversen Leitbündel. Erst in den folgenden Blättern treten sie nacheinander auf (Fig. 85, 86). Auch in ihrem Verlauf unterscheiden sie sich nicht wesentlich von den inversen Leitbündeln anderer Araceenblätter. Sie zweigen vor ihrem Austritt aus der Sproßachse von anderen Leitbündeln ab (Fig. 88) und dabei ordnen sich die Leitungselemente so, daß sie invers werden. Innerhalb des Blattes gabeln sie sich wie die anderen Leitbündel höherer Ordnung und die Gabeläste kehren in die normale Lage zurück. Das alles deutet nicht darauf hin, daß die Blattlamina durch Abplattung eines rundlichen Blattstiels entstanden sei. Wenn dem so wäre, dann müßten die ersten inversen Bündel, die als jüngere primäre Leitbündel zu betrachten wären, im Anschluß an die älteren Primärbündel in den seitlichen Partien des Stielquerschnittes auftreten. In Wirklichkeit aber finden sich die ersten inversen im mittleren Teil. Inverse Leitbündel kommen auch in der Blattscheide von Pothos (Fig. 92a) vor. Aber auch hier handelt es sich um untergeordnete Leitbündel, die unter Drehung (Fig. 92a bei ×) von anderen abzweigen und bereits innerhalb der Blattscheide wieder verschwinden.

Innerhalb der Araceen ist also der Schluß auf Phyllodien aus dem Vorkommen inverser Leitbündel nicht berechtigt.

II. Nervenüberkreuzungen.

Bemerkenswert ist das häufige Auftreten von Nervenüberkreuzungen bei manchen Gruppen der Araceen. Für gewöhnlich münden die Leitbündel, die in der Blattspreite einander begegnen, ineinander ein. In manchen Fällen aber gehen sie quer übereinander hinweg. Teils treten sie dabei nicht miteinander in Verbindung, teils bilden sich nachträglich Tracheiden, die sich dem anderen Leitbündel anschließen (siehe Orontium; vgl. auch Fig. 118b Xanthosoma). Solche Nervenüberkreuzungen wurden regelmäßig beobachtet bei Orontium, bei Raphidophora celatocaulis, ebenso sind sie bei den Colocasioideen weit verbreitet. Bei den anderen Araceen sind sie, soweit ich feststellen konnte, auf seltene Ausnahmen beschränkt.

Bei Orontium ist das obere, überkreuzende Leitbündel oft dem darunter hinziehenden in der Entwicklung voraus. Fig. 118 gibt Über-

kreuzungen bei Xanthosoma in der Aufsicht wieder, Fig. 119 zeigt Querschnitte. Das obere Leitbündel legt sich gewöhnlich an der Überkreuzungsstelle quer, d. h. Holz- und Siebteil liegen nebeneinander, nicht übereinander. In Fig. 119b und auch in Fig. 118a ist die schräge

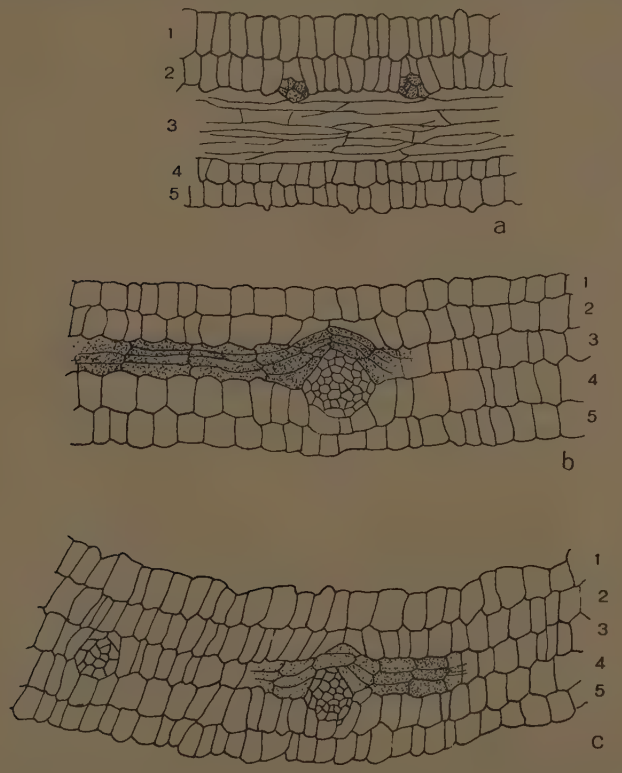


Fig. 123. Xanthosoma atrovirens. Querschnitte durch junge Blattspreiten mit Nervenüberkreuzungen. a) Die oberen Leitbündel quer, das untere längs getroffen. b) und c) Das obere Leitbündel längs, die unteren quer getroffen. *1, 2, 3, 4, 5* = die Zellschichten der Blattlamina. Vergr. ca. 250.

Lage deutlich ersichtlich. In ihrem übrigen Verlauf sind sie jedoch normal orientiert.

Fig. 123 zeigt von Xanthosoma Schnitte durch junge Stadien von Nervenüberkreuzungen, in welchen erst die Anlagen der Leitbündel vorhanden sind. Die junge, noch embryonale Lamina besteht aus fünf Zellschichten. Die oberste und unterste bilden die Epidermis, aus der

zweiten von oben entwickelt sich das Palisadenparenchym. Die Leitbündel entstehen ausschließlich in der mittleren Schicht. Die größeren von ihnen gewinnen durch immer neue Zellteilungen an Umfang und drängen die vierte Zellschicht zusammen, so daß hier die Zellen klein bleiben (Fig. 123 b und c). Seltener breiten sie sich auch nach der zweiten Schicht aus und drängen diese zusammen. Auch die oberen, überkreuzenden Leitbündel bleiben völlig innerhalb der dritten Zellreihe. Nur unmittelbar an der Kreuzungsstelle wird auch die zweite Schicht, die normalerweise nur Palisadenparenchym bildet, in Anspruch genommen. Fig. 123 a zeigt dies in einem Schnitt, in dem zwei überkreuzende Leitbündelanlagen quer getroffen sind. In den Schnitten Fig. 123 b und c sind solche Anlagen längs getroffen. Ebenso sind die Verhältnisse bei den übrigen von mir untersuchten Arten mit Nervenüberkreuzungen.

Überblickt man die Nervatur, in der Überkreuzungen vorkommen, dann fällt auf, daß stets das kleinere Leitbündel, das später im Lauf der Blattentwicklung entstanden ist, an der Oberseite des Blattes über das ältere hinweggeht. Dies legt den Schluß nahe, daß in der Blattlamina die Entwicklung an der Oberseite später erfolgt als an der Unterseite. Querschnitte durch fertige Blattspreiten zeigen, daß die kleineren Leitbündel in der Regel nahe der Oberseite sich befinden, die kleinsten liegen meist direkt dem Palisadenparenchym an. Freilich entstehen sämtliche Leitbündel in derselben, nämlich in der dritten Zellschicht. Aber die größeren verdrängen, wie wir gesehen haben, teilweise die vierte Zellschicht (Fig. 123 b, c), aus der das Schwammparenchym hauptsächlich seinen Ursprung nimmt. Dort, wo diese Schicht eingeengt ist und schmal bleibt, wird später nur wenig oder gar kein Schwammparenchym gebildet, so daß diese Leitbündel nahe an die Unterseite des Blattes herankommen, während die kleineren Leitbündel durch das dazwischen eingeschaltete Schwammparenchym mehr oder weniger weit von der Blattunterseite weggerückt erscheinen.

Was nun die Blattlamina betrifft, so hat die Untersuchung gezeigt, daß ihre Entwicklung tatsächlich von der Unter- nach der Oberseite hin fortschreitet. Wenn die Blattlamina auswächst, entstehen zuerst die oben erwähnten fünf Zellschichten. Diese sind bei allen Araceen zuerst da, auch bei jenen, die keine Nervenüberkreuzungen bilden. Bei den großen Xanthosomaarten sind sie jedoch besonders leicht festzustellen, da hier das Flächenwachstum sehr stark ist und die Lamina lang im embryonalen Stadium bleibt. Nachdem in der dritten Zellschicht die Leitbündelanlagen aufgetreten sind, beginnen in der dritten und vierten

Schicht die Zellteilungen und es bilden sich so neue Zellschichten aus, wieder zuerst in der Nachbarschaft der größeren Nerven. Gleichzeitig werden die einzelnen Zellen größer und verlieren allmählich ihren embryonalen Charakter. In der Nähe der Oberseite sind die Zellen immer noch embryonal. Ebenso entstehen Interzellularen zuerst in der Nähe der Unterseite. Dies kann man auf frischen Querschnitten junger Blätter erkennen, in welchen die Interzellularen durch die eingeschlossene Luft deutlich hervortreten. Die Blattunterseite schließt demnach auch Wachstum früher ab als die Oberseite. So dürfte auch die Entfaltung der jungen Blätter zu erklären sein. Sie sind in der Knospenlage zusammengerollt, nicht gefaltet. Bei der Entfaltung muß daher die ganze Blattfläche mitwirken, nicht nur einzelne kleine Teile derselben. Der Vorgang dürfte sich so abspielen, daß die Oberseite noch ihre Fläche stark vergrößert, während die Unterseite schon das Wachstum großenteils eingestellt hat oder nur noch in geringem Maße zunimmt. Die Folge ist dann die Aufrollung der Blattspreite. Damit stimmt der Befund von Löv überein. Sie hat festgestellt, daß bei den Laubblättern der Araceen keine eigenen Entfaltungszellen vorkommen. Solche hat sie innerhalb der ganzen Familie nur an den Hochblättern einiger Arten gefunden.

C. Übergänge, Bedeutung für die Systematik.

Auf den ersten Blick treten bei den Araceen zwei große Gruppen hervor, die sich aber in mannigfacher Weise miteinander verflechten. Zur ersten Gruppe gehören diejenigen, bei welchen die Hauptgefäßbündel nach annähernd parallelem Verlauf in Blattscheide und Blattstiel in der Spreite bogenförmig angeordnet sind. Die feinere Nervatur ist ziemlich einfach und nähert sich mehr oder weniger derjenigen der typischen Monokotylen. Hierher gehören außer Acorus und Gymnostachys, die parallele Nervatur besitzen, vorzugsweise die Philodendroideen und ein Teil der Monsteroideen. Auch manche Aroideen kann man zu dieser Gruppe stellen.

Zur zweiten Gruppe sind jene Arten zu zählen, bei welchen die Nerven höherer Ordnung in einem Netz die ganze Blattfläche durchziehen. Die Hauptnerven sind gewöhnlich mehr oder weniger in dieses Netz mit hineinverwoben, aber im Gegensatz zur typischen Netznervatur der Dikotylen lösen sich diese Hauptnerven nie im Netzwerk auf. Sie geben zwar Äste ab, aber die Hauptgefäßbündel selbst verlaufen selbständig nach dem Rand oder zur Blattspitze. Die Hauptvertreter dieser

Gruppe sind die Anthurien. Ferner gehören dazu die meisten Aroideen, die Lasioideen und Pistia.

Außerdem gibt es noch eine Anzahl Formen, die mit keiner dieser Gruppen ganz übereinstimmen, aber an eine oder an beide sich anschließen lassen. Sie stellen gewissermaßen Übergangsformen von einer zur anderen Gruppe dar, ohne daß aber damit gesagt sein soll, daß ein genetischer Zusammenhang zwischen ihnen bestünde. Dazu gehört ein großer Teil der Gattung Pothos und Pothoidium, ein Teil der Monsteroideae (Raphidophora, Monstera) und die Colocasioideae.

Zieht man nur die Anordnung der primären Leitbündel in Betracht, dann stimmen alle diese Gruppen miteinander überein. Abgesehen von Acorus und Gymnostachys sind sie bogen- oder fiedernervig. Dabei kommen alle Übergänge vor von fast streifiger Nervatur (wie bei Orontium, Lysichiton) bis zu extremer Fiedernervatur (wie besonders bei vielen Anthurien, den Colocasioideen usw.). Die Fiedernervatur kommt zustande weniger durch Verzweigung der Nerven als vielmehr durch starkes Abbiegen der Längsbündel von der Mittelrippe, in der sie selbständig von der Basis heraufkommen. Die Größe des Austrittswinkels aus der Mittelrippe, ihr weiterer Verlauf besonders am Blattrand hängt in erster Linie von der Wachstumsverteilung ab, wie besonders Goebel für andere Fälle bereits nachgewiesen hat. Daß die Nerven von der Wachstumsrichtung stark beeinflußt werden und sich oft in diese Richtung einstellen, konnten wir besonders bei den Anthurien (A. macrolobium) und auch bei anderen, wie Cyrtosperma, klar erkennen.

Bei den fiedernervigen Blättern zeigt sich überall die Tendenz zur Ausbildung von Seitenrippen. Schon bei den einfachen bogennervigen Blättern tritt das zutage. Dies wurde schon in den vorausgehenden Untersuchungen mehrfach festgestellt, z. B. bei Philodendron oxycardium. Ebenso ist es bei den großen Blättern der Aglaonema- und Dieffenbachiaarten, bei Zantedeschia usw. Noch viel stärker entwickelte Seitenrippen finden sich bei den netznervigen Arten, aber auch hier hauptsächlich bei den Formen mit großer Blattspreite. Das Gleiche gilt für die im vorausgehenden unter den Zwischenformen behandelten Arten.

Die Nervatur höherer Ordnung ist verschieden ausgebildet. Im allgemeinen läßt sich sagen: Dort, wo die Zahl der primären und sekundären Längsnerven im Vergleich zur Ausbildung der Blattspreite groß ist, laufen sie in der Spreite nahe beieinander und nahezu parallel oder schwach divergierend. Zwischen ihnen ist wenig Raum zur Bildung

einer Netznervatur. Es entstehen einfache Queranastomosen und zwischen ihnen meist wenige, hauptsächlich in der Längsrichtung laufende feinere Leitbündel (Aglaonema, die einfacheren Philodondren, Spathiphyllum usw.). Basalwärts schalten sich an Stelle der Queranastomosen neue Längsnerven höherer Ordnung ein. Wo dagegen die Zahl der aus der Sproßachse kommenden Leitbündel erster und zweiter Ordnung verhältnismäßig gering ist, da weichen sie in der Spreite weit auseinander. Zunächst verzweigen sich die primären und sekundären reicher als bei den einfachen Formen und ihre Äste verlaufen in gleicher Weise wie die Hauptnerven selbst. Ferner sind die Querverbindungen, da sie einen größeren Zwischenraum zu überbrücken haben, viel stärker entwickelt. Basalwärts neigen sie immer mehr zur Längsrichtung und gehen schließlich in Längsnerven höherer Ordnung über (so bei den Anthurien, Spathicarpa, Pothos usw.). Wo die Längsnerven einen besonders weiten Abstand voneinander haben, kann sich zwischen ihnen ein weitmaschiges Nervennetz entwickeln, wie es bei Arum meist der Fall ist. Oft schalten sich zwischen die primären und sekundären Längsnerven annähernd parallel zu ihnen laufend sympodiale Längsnerven ein, die sich aus Ästen der benachbarten übergeordneten Nerven zusammensetzen und mit ihnen überdies oft durch rechtwinklige oder schräge Queranastomosen in Verbindung stehen. So finden wir es bei vielen Anthurien, bei Pinellia, Sauromatum, Amorphophallus, Helicodiceros und vielen anderen. Häufig werden die Felder durch eine oder mehrere aufeinanderfolgende Teilungen in ungefähr gleich große Teile zerlegt nach dem Schema von Fig. 30. Die feinste Nervatur ist bei jenen Formen, deren Hauptnerven in der Spreite großen Abstand voneinander haben, ziemlich regellos, obwohl manchmal zu erkennen ist, daß die feinen Leitbündel sich ungefähr parallel zu den Hauptnerven einstellen. Der Umriß der Felder, der kleinsten, sowohl wie der übergeordneten, ist in den meisten Fällen sehr unregelmäßig. Von dem Prinzip der Teilung der Flächen kleinsten Umfangs (Schuster) läßt sich nur selten etwas erkennen. Die Form der Felder richtet sich vielfach nach dem Verlauf der Hauptnerven. Wo diese ungefähr parallel laufen, ist ihre Form regelmäßig, wo sie aber in einem Winkel zusammenstoßen, wird auch ihr Umriß unregelmäßig. Häufig tritt aber besonders in der feineren Nervatur die von Goebel aufgestellte Regel der rechtwinkligen Schneidung klar hervor, freilich ist in vielen Fällen im fertigen Blatt auch davon nicht sehr viel zu erkennen.

Freie Nervenenden kommen fast bei allen Arten vor, bei den einfacheren Nervaturen nur vereinzelt, am meisten dort, wo die Unter-

teilung der Felder bis zu einem hohen Grade fortgeschritten ist (Lasia, Arum).

Auch die typische Nervatur der Colocasioideen mit den zahlreichen Bogennerven, die aus den Seitenrippen heraustreten, läßt sich mit den einfachen bogennervigen Formen in Beziehung bringen. Wir haben bei den Philodendren und bei den Monsteroideen Übergänge zu ihr gefunden.

Da die Blattnervatur bei den einzelnen Arten äußerlich sehr stark abweicht, liegt die Frage nahe, ob sie nicht für die Systematik verwendet werden könnte. Bereits A. Engler hat diese Frage aufgeworfen und die fertig ausgebildete Nervatur vieler Araceen untersucht. Er hat sie in seinem System zwar mit verwertet, aber er kommt zum Schluß, daß die Nervatur nicht von so großer Bedeutung für die systematische Gruppierung sein kann wie die histologischen Verhältnisse, auf die er sich hauptsächlich stützt. Zum gleichen Ergebnis führen auch die vorliegenden Untersuchungen. Der Grundplan der Nervatur ist überall der gleiche. Die extremen Ausbildungsformen weichen zwar weit auseinander (vgl. Orontium—Aglaonema—Xanthosoma—Anthurium—Arum), aber es sind keine scharfen Grenzen da, welche die eine Form der Nervatur klar von der anderen scheiden würden. Auf keiner Stufe kommt etwas wesentlich Neues hinzu, wie bereits A. Engler betont hat.

Im System von Engler greift denn auch die Nervaturform oft über die einzelnen Abteilungen hinüber. Einen einheitlichen Typ der Nervatur haben die Colocasoideen (Alocasia, Xanthosoma usw.). Auch sämtliche Philodendroideen folgen einem einheitlichen Typ. Doch haben haben wir hier bei Philodendron bereits Annäherungen an den Typ der Colocasoideen kennengelernt. Ebenso ist die Nervatur bei den Anthurien einheitlich, wird aber durch Form und Wachstum des Blattes oft stark modifiziert.

Bei den Monsteroideen sind die Verhältnisse ähnlich wie bei den Philodendroideen. Es kommen einfache bogennervige Formen vor (Stenospermatium, Fig. 31), aber auch Formen, die sich wenigstens auf gewissen Stadien der Entwicklung dem Typ der Colocasioideen stark annähern (vgl. Monstera deliciosa, Fig. 106).

Andererseits stimmen Arten, die ganz verschiedenen Unterfamilien angehören, in der Blattnervatur völlig miteinander überein, z. B. Amorphophallus und Sauromatum.

Für den Vergleich der Nervaturen sind auch die Primär- und Jugendblätter von Bedeutung. Bei den bogennervigen Formen (A I) gleichen sie meist den Folgeblättern. Nur die Zahl der Längsnerven

ist geringer und die Längsnerven höherer Ordnung fehlen noch. Bei den übrigen Arten sind sie gewöhnlich bedeutend einfacher als die Folgeblätter. Da infolgedessen der gemeinsame Grundplan der Nervatur deutlicher zutage tritt, besitzen die Primär- und Jugendblätter untereinander auch größere Ähnlichkeit als die Folgeblätter derselben Pflanzen. Sie überbrücken so die äußeren Unterschiede in der Nervatur der Folgeblätter.

Zusammenfassung.

1. Die primären Leitbündel geben den Grundtyp der Araceennervatur wieder. Sie treten aus der Sproßachse heraus und gehen selbständig durch Blattscheide und Blattstiel. In der Blattspreite verlaufen sie als primäre Längsnerven entweder in einfachem Bogen zur Spitze und vereinigen sich dort mit dem Mittelnerv (z. B. Orontium), oder sie laufen zuerst eine Strecke weit in einer Mittelrippe und biegen unter kleinerem oder größerem Winkel aus. In den meisten Fällen verlaufen diese Auszweigungen nicht selbständig zur Blattspitze, sondern bilden am Rand einen sympodialen, zur Blattspitze gehenden Randnerv. Die primären Längsnerven zweigen wohl Nervenäste ab, aber im Gegensatz zur Nervatur der Dikotylen lösen sie sich auch bei den netznervigen Blättern nie im Netzwerk der feineren Nervatur auf, sondern gehen bis zum Randnerv oder zur Blattspitze.

   Nach dem Verlauf der primären Längsnerven gehören alle Araceen zu den Pflanzen mit streifiger, meist fiederstreifiger Anordnung der Gefäßbündel. Nach de Bary ist die fiederstreifige Nervatur dadurch gekennzeichnet, daß „zahlreiche Leitbündel in die Mittelrippe eines flachen Blattes eintreten, um in dieser gegen die Spitze zu laufen. Eins nach dem anderen tritt dann aus der Mittelrippe in eine Blatthälfte aus und gibt zahlreiche Zweige in diese ab, nur eines bis wenige erreichen die Blattspitze selbst. Alle in die Blatthälfte ausgetretenen Bündel und Zweige sind fiederartig geordnet und haben akroskop-bogenläufige Richtung“ (vgl. Deinega).
2. Die sekundären Längsbündel nnd diejenigen höherer Ordnung verlaufen ähnlich wie die primären. Sie unterscheiden sich in folgendem voneinander:
   a) Die primären Leitbündel haben meistens einen größeren Durchmesser als diejenigen zweiter und höherer Ordnung.
   b) Die primären Leitbündel sind die ersten, die im Lauf der Blattentwicklung entstehen, dann erst folgen stufenweise die anderen.
   c) Die primären Leitbündel kommen selbständig aus der Sproßachse,

die sekundären auch noch teilweise, die übrigen und diejenigen höherer Ordnung sind gewöhnlich Aste der größeren Leitbündel.

d) Die primären Leitbündel gehen bis zum Blattrand bzw. bis zur Blattspitze, die anderen münden bereits innerhalb des Randes in übergeordnete Nerven, um so früher, je höher die Ordnung ist.

e) Die primären Leitbündel verzweigen sich gar nicht oder nur wenig, die sekundären und die Leitbündel höherer Ordnung dagegen verzweigen sich innerhalb der Mittelrippe und in den Seitenrippen, wenn solche vorhanden sind, teilweise auch noch in der Blattlamina.

Die verschiedenen Ordnungen lassen sich bei den bogennervigen Araceen scharf unterscheiden. Bei den netznervigen Araceen dagegen ist die Unterscheidung oft weniger leicht. Besonders kommt es häufig vor, daß die primären Leitbündel ebenso wie die sekundären sich in der Mittelrippe verzweigen und verschiedene gleichwertige Äste in die Spreite hinaussenden. Auch die Äste der sekundären Leitbündel gehen teilweise bis zum Rand und verhalten sich ähnlich wie die primären Nerven (vgl. Anthurium Martianum, Fig. 46; Lasia aculeata, Fig. 62). Auch bei den unter A III (Zwischenformen) behandelten Arten verzweigt sich öfter ein primäres Leitbündel in der Mittelrippe und sendet zwei Äste in die Spreite hinaus, die sich dort wie zwei selbständige primäre Längsnerven verhalten (vgl. Syngonium podophyllum, Fig. 120).

Der zweite Randnerv, der oft außerhalb des inneren sympodialen vorhanden ist, wird entweder gebildet von einem der jüngsten Primärnerven, der selbstängig in der Nähe des Randes gegen die Blattspitze hin läuft (Peltandra virginica, Fig. 23; Anthurium Martianum, Fig. 46; vgl. damit Monstera acuminata, Fig. 104), oder von Ästen des sympodialen Randnervs, die sich in der Nähe des Randes aneinanderreihen (z. B. Sauromatum guttatum, Fig. 82). Wo die erste Art vorhanden ist, geht sie in der Regel nach der Spitze zu in die zweite über. Ein etwaiger dritter Randnerv ist immer aus aneinandergereihten Nervenzweigen zusammengesetzt.

3. Die feineren Leitbündel bilden meist ein unregelmäßiges Nervennetz, das die ursprüngliche einfache Anordnung der Längsnervatur verdeckt. Ist die Zahl der Längsnerven im Verhältnis zur Blattspreite groß und verlaufen sie dementsprechend nahe beieinander, dann nähert sich die feinere Nervatur in der Regel mehr oder weniger dem monokotylen Typ.

4. Auch bei den Araceen bestätigt sich die von Goebel in anderem Zusammenhang festgestellte Tatsache, daß die Nerven sich in ihrem Verlauf nach der Wachstumsverteilung im Blatt richten. Das tritt

besonders dort deutlich hervor, wo am Blatt sich Auswüchse bilden (Fiederung, Blattohren, z. B. Philodendron pinnatifidum, Fig. 12; Anthurium macrolobium, Fig. 49; Cyrtosperma Johnstonii, Fig. 59, 60).

5. Die Nervatur der Primär- und Jugendblätter ist einfacher als die der Folgeblätter. Die Zahl der Längsnerven ist geringer. Bei den bogennervigen Araceen stimmt sie gewöhnlich mit der Nervatur der Folgeblätter überein, abgesehen von der geringeren Zahl der Nerven und der einfacheren Blattform, wo das Folgeblatt gegliedert ist (z. B. Philodendron pinnatifidum). Die Primär- und Jugendblätter verschiedener Arten besitzen in ihrer Nervatur untereinander größere Ähnlichkeit als die Folgeblätter.
6. Innerhalb größerer Gruppen ist die Nervatur oft einheitlich ausgebildet, ebenso in der Regel innerhalb der Gattungen. Aber zwischen den verschiedenen Ausbildungsformen der Nervatur gibt es alle Übergänge. Für die Systematik hat also die Blattnervatur, wie bereits A. Engler hervorgehoben hat, keine entscheidende Bedeutung.
7. Die bei den Araceen vorkommenden inversen Leitbündel sind keine Stütze für die Phyllodientheorie der Monokotylenblätter. Die Verhältnisse bei Acorus erklären sich aus der ontogenetischen Entwicklung des Blattes.
8. Die embryonale Blattspreite besteht aus fünf Zellschichten; aus der mittleren Zellschicht allein entstehen die Leitbündel. Nur an Überkreuzungsstellen wird vom oberen, jüngeren Leitbündel auch die darüberliegende weiße Zellschicht, die sonst das Palisadenparenchym liefert, in Anspruch genommen.
9. Da die Entwicklung in der Blattlamina von der Unter- zur Oberseite hin fortschreitet, erfolgt die Entfaltung des in der Knospenlage eingerollten Araceenblattes wahrscheinlich dadurch, daß das Wachstum in der Blattoberseite länger andauert als in der Unterseite.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institut zu München-Nymphenburg, hauptsächlich in der Zeit von April 1929 bis März 1930 ausgeführt, ein kleiner Teil bereits im Sommer 1927.

Das verwendete Material stammt fast ausschließlich aus dem Münchener botanischen Garten. Außerdem wurde das Münchener Staatsherbar zum Vergleich herangezogen. Für Raphidophora celatocaulis wurde mir Material von Herrn Prof. Fritz Knoll aus Prag zur Verfügung gestellt, Herr Prof. Roß überließ mir Exemplare von Ambro-

sinia Bassii. Diesen Herren sei hiermit für ihre Bereitwilligkeit mein Dank ausgesprochen.

Vor allem aber gilt mein herzlichster Dank meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. v. Goebel, der meiner Arbeit stets regstes Interesse entgegengebrachte und mir mit wertvollen Anregungen unermüdlich an die Hand ging.

Literatur.

Arber, Agnes: The Phyllode Theory of the Monocotyledonous Leaf, with special Reference to Anotomical Evidence. Ann. of Bot., vol. 32, 1918.

— — Monocotyledons. A. morphological Study. Cambridge 1925.

De Bary: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. 1877.

De Candolle: Organographie végétale. Vol. I. Paris 1827.

Deinega: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel. Flora 1898.

Dalitzsch: Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen. Bot. Zentralblatt 25 (1866).

Engler, A.: Araceae. In Martinus Eichler, Flora Brasiliensis. III, 2. 1878.

— — Beiträge zur Kenntnis der Araceae. Bot. Jahrb. f. Syst., Pflanzengesch. und Pflanzengeographie I, IV, V. 1881—1884 und die späteren Jahrgänge.

Engler, A. und Prantl, K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien. II, 3: Araceae. Leipzig 1889.

— — — — Das Pflanzenreich. A. Engler und K. Krause: Spathiflorae. IV. Araceae I und II. Leipzig 1905—1920.

Figdor, W.: Über die Entwicklung der Wendeltreppenblätter von Helicodiceros muscivorus Engl. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Klasse, Abt. I, 131. Bd., 7. und 8. Heft, 1922.

Gaisberg, E. v.: Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phyllodien. Flora 1922.

Goebel, K. v.: Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Botan. Abhandlungen, Heft 1, Jena 1922.

— — Organographie der Pflanzen. I. Teil, 3. Aufl., Jena 1928. III. Teil, 2. Aufl., Jena 1922.

— — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Berlin 1883.

Henslow, G.: The Origin of Monocotyledons from Dicotyledons, through Self-Adaptation to a Moist or Aquatic Habit. Ann. of Bot., vol. 25, Part II, 1911.

Knoll, Fritz: Pothos celatocaulis N. E. Brown, eine Art der Gattung Raphidophora. Österr. Bot. Zeitschr. 1924.

Löv, L.: Zur Kenntnis der Entfaltungszellen monokotyler Blätter. Flora 120, 1926.

Peters, Th.: Über die Bedeutung der inversen Leitbündel für die Phyllodien-Theorie. Planta, Bd. 3, 1927.

Schuster, W.: Die Blattaderung des Dicotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Ber. d. d. bot. Ges. 26 (1908).

— — Zur Kenntnis der Aderung des Monokotylenblattes. Ber. d. d. bot. Ges., 1910.

Trécul: Memoire sur le formation des feuilles. Ann. d. sc. nat., S. III, t. XX, 1843.

Die Beeinflussung der Gametangienbildung bei den Characeen.

Von **Franz Wallner.**

Mit 33 Abbildungen im Text.

Inhalt:

Seite

I. Einleitung mit historischem Überblick über die bisher beobachteten Mißbildungen 249
II. Methodisches 252
III. Experimentelles 254
a) Hervorrufung von Störungen durch:
1. Gifte: $CuSO_4$, Sublimat, Strychnin, Nikotin, Koffein, Saponin, Schilddrüsensubstanz 254
2. Licht und Bestrahlung: bei Verdunkelung, starker Beleuchtung, Bestrahlung mit ultravioletten und Röntgenstrahlen 262
3. Temperaturveränderungen 264
4. Mechanische Verletzungen und Kultur isolierter Blätter 265
5. Klinostatieren und Zentrifugieren 267
6. Konzentrationssteigerungen 268
b) Vorkommen von Mißbildungen in der Natur und ihre Konstanz . . 269
IV. Morphologisches: 271
a) Umbildungen der Antheridien 273
1. Vegetative Ausbildung des Antheridiums 273
2. Weitere Umbildung von Antheridien 278
3. Abweichende Stellung der Antheridien 281
4. Das Nitella-Antheridium 282
5. Auftreten von einzelnen Antheridiumzellen 284
b) Umbildungen der Eiknospen 285
c) Andere Veränderungen 288
V. Schluß und Zusammenfassung 290

I. Einleitung.

Durchblättert man ein systematisches Werk über Characeen, so z. B. Migulas umfangreiches Buch über die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz in Rabenhorsts Kryptogamenflora, so wird auch bei nur flüchtigem Durchsehen sogleich der in dieser Pflanzengruppe herrschende große Formenreichtum in die Augen fallen.

Bei Benützung solcher Werke zum Bestimmen von Characeen zeigt sich ferner, daß die einzelnen Formen oft ineinander übergehen, daß einige aufgestellte Arten vielleicht nur abgetrennte, stärker hervortretende Formen sind, kurz, daß in der ganzen Familie eine äußerst große Mannigfaltigkeit herrscht, eine Mannigfaltigkeit, die hier durch die große Fähigkeit, abzuändern bedingt ist. Darauf beruht es wohl, daß vielfach Mißbildungen und Abnormitäten auftreten, indem bei-

spielsweise aus Zellen, die normalerweise nur bestimmte Organe liefern, andere Gebilde entstehen.

Solche Beobachtungen wurden schon sehr früh gemacht. So bemerkten schon Hedwig und Meyen eine Vermehrung der Hüllschlauchzahl an den Eiknospen bei Chara. Alexander Braun berichtet 1853 von Chara eine Verringerung der Hüllschlauchzahl und das Auswachsen von zwei Nachbarzellen am Blattknoten unter Bildung je eines Antheridiums und einer Eiknospe; von Nitella führt er die Bildung eines vegetativen Sprosses an Stelle der Sexualorgane und das freie Abstehen der Eiknospenhüllschläuche an, welch letzteren Fall auch Overton 1890 kurz erwähnt. Migula beschreibt besonders von den weiblichen Organen bei Nitella syncarpa eine ganze Reihe von abnormen Fällen, wobei in der Hauptsache aus dem Knoten der Eiknospe statt dieser fertile Blattquirle oder ganze Sprosse hervorwuchsen. Von Chara foetida gibt er eine Form an, f. decipiens, bei welcher fast alles anormal sein soll. Ich werde noch später auf diesen Fall zurückkommen. Erst Ernst hat sich dann 1901 und auch noch später genauer mit den Mißbildungen, speziell den Eiknospen von Nitella syncarpa sowie auch von Chara crinita befaßt. Außer den schon früher beschriebenen Abweichungen von der normalen Ausbildung schildert er blättchenartige Weiterbildung sowohl der Eizelle als auch der Hüllschläuche. Das Material der Nitella syncarpa stammte aus einem Tümpel, wo eigentümlicherweise inmitten lauter normaler Pflanzen zwei Büsche wuchsen, die eine große Menge von anormalen Eiknospen zeigten. Die Eizelle sowie die Wendezellen hatten sich hier teils zu vegetativen Gebilden, teils zu spermatogenen Fäden weiterentwickelt. Dadurch kommt eine scheinbar hermaphrodite Eiknospe zustande. 1906 führt dann Kuczewski bei Chara delicatula Stipularblätter an, die blattartig ausgewachsen und berindet sind und bei einer seiner Abbildungen ist ein Achselsproß zu sehen, der nach unten wächst und vielleicht statt eines Stipularblattes steht. 1912 beschreibt dann Losch die Einschaltung eines Knotens und eines Internodiums in der Eiknospe.

Alle diese bisher angeführten Arbeiten beschränken sich in der Regel auf die Beschreibung von in der Natur gefundenen anormalen Pflanzen und deren Kultur im Laboratorium. Erst Goebel versuchte 1918 auch auf künstliche Weise diese Mißbildungen hervorzurufen, wobei er die Lebensbedingungen durch Verdunkelung änderte. Der Erfolg zeigte sich bald, und zwar besonders in Veränderungen der Berindung und vor allem an den Eiknospen und Antheridien. An Stelle von Antheridien traten vegetative Gebilde auf, die weiblichen Eiknospen

vergrünten, wuchsen mehrmals durch und bildeten ganze Knäuel, an denen eine Menge von Eiknospen, Blättern und oft auch Antheridien saßen. Auch an Nitella zeigten sich den von Ernst geschilderten Umbildungen ähnliche Abnormitäten. Karling stellte dann 1924 und 1928 eine bisher noch nicht beobachtete Häufung von Zellteilungen im Antheridium, besonders in den Köpfchenzellen und spermatogenen Fäden fest. 1927 führt Schmucker Mißbildungen von Chara contraria an, die im wesentlichen an einige von Goebel beschriebenen Fälle erinnern. Walther bekam 1929 durch Lichtentzug bei Nitella batrachosperma die verschiedensten Vergrünungen und Umbildungen der Sexualorgane, insbesondere der Eiknospen.

Alle angeführten und außerdem noch einige nicht erwähnte Autoren — ich erwähne nur kurz Celakovsky, Giesenhagen, Nordstedt und Wahlstedt — hatten also ihr abnormes Untersuchungsmaterial entweder aus der freien Natur oder von Kulturen im Laboratorium, bei welchem besonders durch Verdunkelung die beschriebenen Mißbildungen auftraten. Nach den bisherigen Beobachtungen und Versuchen über die Veränderlichkeit und Beeinflußbarkeit der Bildung der Sexualorgane bei den Characeen stand es also fest, daß sich verschiedene Arten, so besonders Chara foetida und fragilis und verschiedene Nitellen durch Verminderung der Belichtung beeinflussen lassen. Die Beeinflussung äußert sich, abgesehen von den Veränderungen in der Berindung, in Mißbildungen der weiblichen und männlichen Organe; diese Anomalien hielt man für ziemlich vereinzelt dastehend. Schon Walther wies jedoch darauf hin, daß „aber die Angaben über Mißbildungen gar nicht so selten“ sind und wer jemals eine größere Anzahl von Characeen untersucht und durchgesehen hat, dem werden immer wieder solche Fälle zu Gesichte kommen. So wurde in den letzten Jahren in dem im hiesigen Institut stattfindenden mikroskopischen Praktikum bei Durchnahme der Characeen fast jedesmal Derartiges gefunden. Auch ich selbst bin bei der Sichtung sowohl des im bayrischen Staatsherbars befindlichen Materials als auch des Alkoholmaterials im hiesigen Botanischen Museum und natürlich auch der zahlreichen frisch gesammelten Pflanzen immer auf mehrere Anomalien gestoßen. Sie waren zwar immer ziemlich einfacher Natur und beschränkten sich in der Regel auf einfache Durchwachsungen der Eiknospen. Einmal fand ich sogar an Chara contraria eine bisher nur von Karling beobachtete Weiterteilung und Verzweigung der spermatogenen Fäden. Es ist auch eigentlich nicht einzusehen, warum im Freien am natürlichen Standort nicht auch wie im künstlichen Versuch durch mannigfaltige Umstände Änderungen

in der Beleuchtung eintreten können, die eben dann auch zur Auswirkung kommen. Auf die Erblichkeit dieser Bildungen komme ich noch später kurz zu sprechen.

Nach dem bisher Geschilderten war nun doch die Frage naheliegend, ob diese Abnormitäten spontan oder nur nach Verringerung der Belichtung auftreten, ob sie erblich festgelegt sind, ob sie sich auch noch auf andere Weise hervorrufen lassen und wie sie aus den normalen Organen hervorgehen. Zur Klärung einiger dieser Fragen beizutragen, hauptsächlich soweit sie die Sexualorgane betreffen, soll der Zweck vorliegender Untersuchungen sein. Alle Untersuchungen beziehen sich auf Versuche mit Chara, wenn nicht eigens die Verwendung von Nitella betont ist.

II. Methodisches.

Das benutzte Material stammt vornehmlich aus dem Dachauer Moos, teilweise aus den Wasserbecken des hiesigen Botanischen Gartens, teilweise auch aus der Umgebung Münchens sowie aus anderen oberbayerischen Gebieten, insbesondere den Salzach- und Innauen. Da die Möglichkeit bestand, daß nur gewisse Arten oder Formen sich verändern, wurden mehrere Arten verwendet. Um Versuche in größerem Ausmaße anstellen zu können, mußten in größeren Mengen verfügbare Arten dazu verwendet werden, so

1. Chara fragilis in 3 Formen als Vertreter der 3 Reihen, in die diese Art eingeteilt wird, nämlich f. laxa; f. elongata; f. pulchella.
2. Chara foetida in den Formen f. typica, gracilescens, brevibracteata.
3. Chara contraria f. subfoetida.
4. Chara rudis f. typica.
5. Chara intermedia f. brachyphylla.
6. Nitella mucronata.

Das Bestimmen der einzelnen Formen war nicht immer leicht und meist stimmten sie nicht in allen Punkten mit der vorliegenden Diagnose überein; oft veränderten sie sich bei Kultur sehr stark. Leider konnten nicht, wie es eigentlich wünschenswert gewesen wäre, alle die angeführten Arten und Formen zu allen Versuchen verwendet werden. Der Grund war der, daß einerseits oft unerwarteter Weise die Characeen am Standort z. B. infolge Austrocknens oder Überwucherung durch andere Pflanzen verschwanden und so nicht mehr zur Verfügung standen, andererseits auch wie z. B. gerade bei Chara rudis die Fruktifikation äußerst spärlich und in der Kultur sehr selten war.

Die Pflanzen wurden gleich nach dem Einsammeln zu Versuchen verwendet, der übrige Teil zum Heranziehen von weiterem Material in größeren Glaszylindern und Aquarien in Form von Stecklingen eingesetzt. Die Gefäße wurden mit Regen- oder Würmwasser aufgefüllt und mit Glasplatten bedeckt in den verschieden temperierten Kulturhäusern des Institutes aufgestellt. Als Kulturboden wurde meist gut ausgefaulter Schlamm benützt, der oben zur leichteren Reinhaltung mit einer dünnen Schicht Sand bedeckt wurde. Zu den Versuchen selbst wurden fast durchweg abgeschnittene Sprosse verwendet, von welchen zu einem Versuch meist 15—20 Einzelsprosse in große Schalen gelegt wurden. Man könnte ja einwenden, daß dadurch die nach unten zu liegen kommende Seite der Pflanze etwas weniger Licht bekommt, aber einmal kann in den Glasschalen von allen drei Seiten Licht eindringen, sodann müßten sich die auftretenden Mißbildungen wohl auf der unteren Seite ganz besonders zeigen, was sich auch in den Kontrollkulturen nachweisen lassen müßte, und in keinem Fall beobachtet wurde. Abgeschnittene Sprosse haben den Vorteil, daß die in solchen Versuchen verwendeten Lösungen viel länger und stärker wirksam bleiben als bei Pflanzen mit Kulturboden. Richter hat gezeigt, daß ganze Sprosse in 8 Tagen um 76%, abgeschnittene dagegen nur um 11% an Länge zunehmen. Das bedeutet ja einen kleinen Nachteil bei Verwendung abgeschnittener Sprosse zu vorliegenden Versuchen, aber die Pflanze ist so gezwungen mit der ganzen Oberfläche Nährstoffe aufzunehmen. Richter schreibt über den Grund der Verlangsamung des Wachstums: „Es handelt sich hierbei vielmehr um die Wirkung des durch das Abschneiden hervorgebrachten Reizes". Er führt dann zum Vergleich ein analoges Beispiel, Keimpflanzen höherer Pflanzen an, deren Wurzel verletzt wurde und in deren Kotyledonen viele Nährstoffe zur Verfügung stehen, so daß also Nährstoffmangel nicht der Grund langsameren Wachstums sein kann. Ich glaube nun nicht, daß der Reiz die Ursache ist, sondern daß eben die normale Nährstoffaufnahme eines größer werdenden Organismus durch Rhizoiden oder Wurzeln vor sich geht, wobei dann andere Nährstoffquellen, wie z. B. die Kotyledonen oder bei den Characeen nach den Ergebnissen von Bierberg und Vouk die wohl etwas Nährstoff aufnehmenden Zellen des ganzen Sprosses ersetzt werden, sobald die normalen vorhanden sind und funktionieren. Daß die Rhizoiden hier besonders wichtig sind, dafür sprechen auch Nonweilers Angaben über die Kultur der Charen. Er fand, daß die Charen trotz steter Wassererneuerung immer dürftiger wuchsen, wenn der Kulturboden nicht auch einmal erneuert wurde. Zu

meinen Versuchen wurde als Kulturmedium immer Münchener Leitungswasser, gemischt mit dem kalkärmeren Würmwasser gebraucht, da bei Regenwasser oder gar destilliertem gewissermaßen ein Hungerzustand herrschen würde, was zwar erfahrungsgemäß Characeen durchaus lange Zeit aushalten können. Die Wirkung der Lösungsmittel trat meist 2 Wochen nach Versuchsbeginn klar an den Gametangien zu Tage. Die bei den Versuchen herrschende Temperatur ist nicht als konstant zu bezeichnen, jedoch ist sie in einigen der Kulturhäuser verhältnismäßig gleichmäßig.

Die mikroskopische Untersuchung der Versuchspflanzen wurde, wenn möglich, am lebenden Objekt vorgenommen. Von den wichtigeren Objekten wurden Zeichnungen angefertigt, die teilweise mehr oder weniger schematisch gehalten wurden, um einen vollständigen Überblick über die ganze erhaltene Mißbildung zu ermöglichen. Zur genaueren Aufklärung der oft sehr komplizierten inneren Zusammenhänge wurde mit Chloralhydrat aufgehellt, wobei sich die nachträgliche Zugabe eines Tropfens verdünnter Salzsäure als ganz vorteilhaft erwies. Hassak hat zwar festgestellt, daß Charen in Lösungen ohne Kalziumsalze ebenso inkrustierten wie in kalziumsalzhaltigen, aber nach meinen Beobachtungen war die Inkrustation bei Verwendung von Leitungswasser ganz bedeutend stärker als bei Regen- und Würmwasser. So zeigte eine in Regenwasser gezogene bewurzelte Nitellakultur, deren Wasser einmal beim Erneuern aus Versehen durch Leitungswasser ersetzt wurde, in ganz kurzer Zeit die bekannte (aber noch nicht aufgeklärte) zonale Inkrustierung, die übrigens auch bei Chara, so bei Chara coronata vorkommt.

Als sehr hinderlich und störend bei den Versuchen zeigte sich die wechselnde Witterung. Erstens ergab sich durch eine Reihe aufeinanderfolgender trüber Tage, besonders in den weniger gut beleuchteten Kulturhäusern, oft eine unerwünschte Verdunkelungswirkung, die sich dann auch in den Kontrollkulturen bemerkbar machte; zweitens, stieg vor allem Sonntags bei unerwartet einsetzendem Sonnenschein die Temperatur in manchen Kulturhäusern bis über 35°, was auch meist eine Schädigung aller Versuchspflanzen zur Folge hatte. Auf solche Art und Weise wurden oft große Versuchsserien unbrauchbar.

III. Experimentelles.

a) 1. Die durch Änderung der Beleuchtungsverhältnisse hervorgerufenen Mißbildungen kommen, wie Goebel sagt, zustande „durch Verhinderung der Anhäufung von Assimilaten, wie sie für die Bildung

von Sexualorganen notwendig ist", oder wie Walther sich ausdrückt, durch „anormale Leitung organbildender Stoffe". Es tritt also eine Störung ein, die in den die Gametangien liefernden Zellen besonders offenbar wird. Solche Störungen lassen sich natürlich auch künstlich auf ganz verschiedene Art und Weise hervorrufen, wovon im folgenden die Rede sein soll. So kann man beispielsweise dem Wasser Giftstoffe beimengen, welche in die Zellen eindringen und so eine Störung im Plasma hervorrufen. Als durch ihre Giftigkeit besonders wirksam haben sich von jeher gewisse Salze erwiesen, welche der Pflanze in Form von Lösungen zugeführt werden können. Die Characeen nehmen zwar mit ihrer ganzen Oberfläche Nahrungsstoffe aus dem Wasser auf, in der Hauptsache geschieht das aber nach den Versuchen von Bierberg mit Methylenblau doch durch die Rhizoiden. Deshalb wurden hier nur abgeschnittenen Pflanzen verwendet. Zunächst seien Versuche an der Gattung Chara mit dem gelösten Metallsalz $CuSO_4$ angeführt. Dieses Gift hat sich als so ziemlich wirksamstes von allen angewandten Mitteln erwiesen. Die niedersten und höchsten Konzentrationen, welche noch Mißbildungen hervorrufen, sind aus nebenstehender Tabelle zu ersehen. Die Konzentrationen der Lösung wurden bei den am häufigsten benützten Arten Chara fragilis, foetida und contraria fast immer unter 0,0002 % gewählt, da bei dieser und noch höherer Konzentration Absterbeerscheinungen auftreten. Diese ganz hohen Konzentrationen kommen vornehmlich durch Absterben und Hemmung von Organen zur Auswirkung, wobei sich die kräftigeren Arten und Formen etwas weniger empfindlich zeigen. Die niederste, noch wirksame Konzentration liegt durchschnittlich zwischen 0,00002 und 0,00003 %. Hier finden sich noch vereinzelte einfache Umbildungen der Eiknospe. Die Zahl der Mißbildungen ist wohl bei höherer Konzentration größer, doch konnte weder bei $CuSO_4$ noch bei anderen einwirkenden Mitteln trotz der großen Anzahl untersuchter Pflanzen ein gleichmäßiges, proportionales Ansteigen festgestellt werden. Es handelt sich hier natürlich nicht um die Feststellung der Grenzkonzentrationen, bei welchen der Tod eintritt, sondern um Konzentrationen, welche noch Mißbildungen hervorrufen, wenngleich allerdings erstere oft mit letzteren zusammenfallen. Um ein Bild von den Veränderungen zu geben, führe ich drei Versuche mit $CuSO_4$-Lösungen von den Konzentrationen 0,0003 %, 0,0005 % und 0,0007 % an. Es wird die Analyse von je zwei beliebig herausgegriffenen Sprossen mit drei übereinanderliegenden Blattwirteln, und zwar bei Chara fragilis f. laxa wiedergegeben.

Tabellen.

	$CuSO_4$: Minimum in %	$CuSO_4$: Maximum in %	Sublimat: Minimum in %	Sublimat: Maximum in %
fragilis f. laxa	0,00001	0,0001	0,00006	0,0004
„ f. elongata	0,00003	0,0002	0,00007	0,0004
„ f. pulchella	0,00003	0,0002	0,00007	0,0004
foetida f. typica	0,00003	0,0003	0,00006	0,0005
„ f. gracilescens	0,00003	0,0003	0,00006	0,0004
„ f. brevibracteata	0,00002	0,0002	0,000045	0,0003
contraria f. subfoetida	0,00003	0,0002	0,00006	0,0004
rudis f. typica	0,00005	0,0004	0,00008	0,0005
intermedia	0,00004	0,0004	0,00007	0,0006

Alkaloide:

	Strychnin: Minimum in %	Strychnin: Maximum in %	Koffein: Minimum in %	Koffein: Maximum in %
fragilis f. laxa	0,00004	0,0003	—	—
„ f. elongata	0,00005	0,0005	—	—
„ f. pulchella	0,00005	0,0006	—	—
foetida f. typica	0,00004	0,0004	—	—
„ f. gracilescens	0,00004	0,0004	—	—
„ f. brevibracteata	0,00003	0,0002	0,09	0,15
contraria f. subfoetida	0,00005	0,0004	—	—
rudis f. typica	0,00008	0,0006	0,1	0,4
intermedia	0,00008	0,0005	—	—

	Nikotin: Minimum in %	Nikotin: Maximum in %	Saponin: Minimum in %	Saponin: Maximum in %
fragilis f. laxa	0,0002	0,0008	0,006	0,02
„ f. pulchella	0,0003	0,0008	—	—
foetida f. brevibracteata	0,0001	0,0008	0,007	0,01
contraria f. subfoetida	0,0003	0,0009	0,006	0,01
rudis f. typica	0,0006	0,002	0,009	—
intermedia	0,0005	0,002	—	0,04

$CuSO_4$: 0,00003%.

Unterster Wirtel. 16 Blätter mit 46 fertilen Knoten.

	Basalknoten	2. Knoten	3. Knoten
Gametangien normal	14	5	6
„ rudimentär	—	3	1
Antheridien „	—	1	—
Freie Hüllschläuche, Eizelle terminal	1	4	5
„ „ Eiknospe „	1	2	[illegible]
4 „ „ 1 davon blättchenartig, 2 Eiknospen	—	1	—

2. Wirtel. 16 Blätter mit 47 fertilen Knoten.

Gametangien normal	5	2	2
Antheridien rudimentär	1	3	—
Freie Hüllschläuche, Eizelle terminal	5	4	7
„ „ Eiknospe „	2	3	1
„ „ Eizelle „ männlicher Ast 1 Blättchen	1	—	4
Freie Hüllschläuche, 2 Eiknospen	1	2	—
„ „ teils blättchenartig, Antheridium terminal	—	2	—
4 Blättchen, 1 Eiknospe, Eizelle blättchenartig	1	—	1

3. Wirtel. 16 Blätter mit 44 fertilen Knoten.

	Basalknoten	2. Knoten	3. Knoten
Gametangien normal	3	1	1
„ rudimentär	1	—	2
Freie Hüllschläuche, Eizelle terminal	2	4	2
„ „ Eiknospe „	—	2	—
„ „ 2 Eiknospen	4	6	3
4 Hüllschläuche, blättchenartig, 2 Eiknospen	3	1	1
4 blättchenartige Hüllschläuche, 1 Eiknospe, Antheridium terminal, männlicher Ast rudimentär	2	—	1
4 freie Hüllschläuche, 2 Antheridien	—	2	—
4 „ „ 2 Eiknospen, männlicher Ast blättchenartig	1	—	—
Hüllschläuche rudimentär, 2 vegetative Knoten, Blättchen terminal	—	—	2

$CuSO_4$ · 0,00005 %.

Unterster Wirtel. 16 Blätter mit 47 fertilen Knoten.

Gametangien normal	7	8	5
„ rudimentär	2	—	1
2 Antheridien und Eiknospen nebeneinander	1	3	—
Freie Hüllschläuche, Eizelle terminal	2	2	4
„ „ Eiknospe „	2	—	—
4 „ „ 2 Eiknospen, männlicher Ast blättchenartig	—	1	3
8 freie Hüllschläuche, 3 Eiknospen	1	2	—
Weiblicher Ast vegetativ mit 2 Knoten	1	—	2

2. Wirtel. 16 Blätter mit 45 fertilen Knoten.

Gametangien normal	3	1	—
„ rudimentär	—	1	1
Freie Hüllschläuche, Eizelle terminal	2	1	2
„ „ 2 Eiknospen	4	2	3
„ „ 2 Eiknospen, männlicher Ast vegetativ mit 2 Knoten	2	3	2
8 freie Hüllschläuche, 2 Antheridien, 1 Eiknospe terminal	3	1	—
8 freie Hüllschläuche, 2 Eiknospen, 1 Antheridium, männlicher Ast blättchenartig	1	4	3
4 Hüllschläuche, vegetativer Seitenast, Antheridium terminal	1	3	2

3. Wirtel. 16 Blätter mit 47 fertilen Knoten.

Gametangien normal	1	1	—
Antheridium rudimentär	2	—	1
Freie Hüllschläuche, Eiknospe terminal	1	4	4
4 „ „ 2 Eiknospen	2	1	4
4 „ „ 1 Eiknospe, Antheridium terminal	3	3	1
Weiblicher Ast mit 3 Antheridien und 2 Eiknospen, männlicher Ast: Blättchen	3	3	2
Weiblicher Ast, zweimal durchwachsen mit Seitenast, Antheridium terminal, männlicher Ast = 5 Blättchen	—	2	1
8 freie Hüllschläuche, teils blättchenartig, 2 Antheridien, 1 Eiknospe terminal, männlicher Ast: Antheridium durchwachsen	3	2	—
Kompliziertere Gebilde	1	—	2

$CuSO_4 \cdot 0{,}00007\%$.

Unterster Wirtel. 16 Blätter mit 48 fertilen Knoten.

	Basalknoten	2. Knoten	3. Knoten
Gametangien normal	6	6	4
„ rudimentär	3	1	—
2 Antheridien, 2 Eiknospen nebeneinander	1	—	3
Freie Hüllschläuche, Eizelle terminal	2	2	3
Weiblicher Ast vegetativ mit 2 Knoten	1	3	2
Hüllschläuche blättchenartig, 2 Eiknospen, männlicher Ast blättchenartig	1	1	—
Weiblicher Ast mit Seitenast, 2 Antheridien, 1 Eiknospe, männlicher Ast vegetativ mit 1 Knoten	1	—	1
Kompliziertere Gebilde	1	3	3

2. Wirtel. 16 Blätter mit 45 fertilen Knoten.

Gametangien normal	2	—	—
Antheridium rudimentär	1	3	2
4 freie Hüllschläuche, 2 Eiknospen	3	2	2
Weiblicher Ast vegetativ mit 3 Knoten und 1 Seitenast, männlicher Ast 1 Blättchen	1	4	3
8 Blättchen, 2 Antheridien, 1 Eiknospe	3	—	3
Weiblicher Ast mit 2 Antheridien und 2 Eiknospen und 1 Seitenast, männlicher Ast, vegetativer Knoten mit terminalem Antheridium	2	4	2
Kompliziertere Gebilde	4	3	1

3. Wirtel. 16 Blätter mit 47 fertilen Knoten.

5 freie Hüllschläuche, 2 davon blättchenartig, Eiknospe terminal	1	3	2
4 freie Hüllschläuche und 2 Eiknospen, Antheridium rudimentär	3	1	1
2 Antheridien, 1 terminale Eiknospe, 8 Blättchen, männlicher Ast blättchenartig	5	3	3
Antheridium statt Eiknospe	3	4	1
4 freie Hüllschläuche, vegetativer Seitenast, Antheridium terminal, männlicher Ast, Antheridium einmal durchwachsen	2	—	3
Weiblicher Ast blattartig, männlicher Ast vegetativer Knoten, Antheridium terminal	—	—	1
Kompliziertere Gebilde	2	4	4

Aus diesen Tabellen ist zunächst ganz klar und deutlich ersichtlich, daß durch die Einwirkung von $CuSO_4$-Lösungen eine ganze Reihe von Umbildungen an den Sexualorganen, ähnlich denen wie sie Goebel und später Schmucker bereits beschrieben haben, hervorgeht. Ferner kann man daraus gut ersehen, wie zu Beginn der Einwirkung des Giftes die Sexualorgane der ältesten Blattwirtel schon so weit fortgeschritten sind, daß sie, wie es Goebel festgestellt und Walther bestätigt hat, nicht mehr verändert oder umgestimmt werden können. Es finden sich daher auf den untersten Blattwirteln nur ganz wenige

und meist ziemlich einfache Mißbildungen. Wo das $CuSO_4$ auf noch jüngere Blätter einwirkte, ergeben sich schon kompliziertere Abweichungen Umbildungen sind meist am weiblichen Ast zu finden, am männlichen am Antheridium, treten sie erst bei höherer Konzentration auf. Es bedarf hier also eines stärkeren Anstoßes, um auch den männlichen Ast aus dem Gleichgewicht zu bringen.

Am geeignetsten zu den Versuchen hat sich unter den verwendeten Arten und Formen Chara fragilis f. laxa erwiesen, indem sie sich am leichtesten beeinflussen ließ, während die anderen Formen fragilis f. elongata und f. pulchella um ein weniges schwächer reagierten, was vielleicht auch teilweise mit der verschieden starken Inkrustation zusammenhängt. Ebensogut wie Chara fragilis reagierte Chara contraria. Außerdem noch die nahe damit verwandte Art Chara foetida in den Formen typica, gracilescens und brevibracteata. Letztere war am leichtesten zu beeinflussen. Chara intermedia zeigte zwar nicht Umbildungen in dem Maße, wie die drei vorhergehenden Arten, aber sie antwortet bei Einwirkung von $CuSO_4$, wenn auch bei etwas höherer Konzentration (bis durchschnittlich 0,0004%) ebenfalls mit zahlreichen Veränderungen, während dagegen Chara rudis fast die gleich hohe Konzentration verträgt, aber nur einfache Durchwachsungen der Eiknospen und höchstens einmal vegetative Gebilde an Stelle des normalen Antheridiums aufweist. Chara rudis läßt sich also nur wenig beeinflussen. Bei Chara fragilis F. laxa wurde nun versucht die Pflanzen nicht sogleich in die höher konzentrierte Lösung zu legen, sondern sie aus einer ganz nieder konzentrierten allmählich in eine höher konzentrierte zu überführen. Es wurde mit 0,000002% begonnen und zunächst jeden Tag einmal die Lösung um 0,000003% erhöht. Von 0,000014% an wurde im Tag dreimal die Dosis verstärkt, von 0,0001% an wurde die Verstärkung um 0,000006% gewählt. Es gelang dadurch bis zu einer Konzentration von rund 0,0005%, also einer viel höheren als es gewöhnlich möglich ist, zu gelangen. Schon Richter führte das gleiche mit NaCl aus. Bei diesen $CuSO_4$-Versuchen wurden jedoch während der ganzen Versuchsdauer keine Mißbildungen beobachtet. Ein anderes metallisches Salz, dessen tödliche Wirkung auf verschiedene Algen bei Lösungen mit einer Konzentration von 0,0005% schon Bokorny festgestellt hat, ist das Sublimat. Im Verhältnis zu der großen Giftigkeit dieses Quecksilbersalzes liegt der Wirkungsbereich in verhältnismäßig engen Grenzen. Die letale Dosis ist für Chara fragilis bei einer Konzentration von mehr als 0,0004%, während die Giftwirkung bei 0,00007% allmählich aufhört. Für Chara foetida f. brevibracteata geht die Empfind-

lichkeitsgrenze sogar noch etwas weiter herunter, dagegen steigt sie bei Chara intermedia und rudis wieder etwas durchschnittlich bis 0,00007%. Nimmt man statt der abgeschnittenen Pflanzen solche, die festgewurzelt sind in Sandboden, so wird eine viel höhere Dosis vertragen. Das ist aber nur scheinbar, da ja durch die gelösten Bodenbestandteile ein Teil des gelösten Sublimates unwirksam gemacht wird. Was die Auswirkungen dieses Giftes durch Umbildungen der Sexualorgane betrifft, so ähneln sie fast ganz den bei $CuSO_4$ aufgetretenen, und auch der Grad der Wirkung ist bei den einzelnen Arten der gleiche.

Außer diesen beiden angeführten Metallsalzen wurden zur Hervorrufung von Mißbildungen auch noch andere Gifte gebraucht, so auch die in Pflanzen vorkommenden Alkaloide, Strychnin, Nikotin und Koffein. Als das wirksamste unter ihnen hat O. Löw das Strychnin bezeichnet, was sich auch bei meinen Versuchen bestätigte. Für Strychnin lag die obere Konzentrationsgrenze bei 0,0003%, die minimale Dosis bei 0,00004%. Dies gilt nur für Chara fragilis f. laxa. Bei den beiden anderen Formen von Chara fragilis sind die Grenzen ein wenig nach oben verschoben, während dagegen Chara foetida, besonders F. brevibracteata sich hier noch bei 0,00003% empfindlich zeigt. Bei Chara intermedia geht die Beeinflußbarkeit bis 0,00008%, dagegen reagiert Chara rudis mit nur ganz einfachen Durchwachsungen des weiblichen Astes auf dieses Gift. Besonders auffallend ist bei allen Charaarten, die in Strychninlösung gelegt worden sind, eine eigenartige starke Verlängerung der Krönchenzellen an den Eiknospen, besonders bei Chara foetida. Da nur hier und da die gleiche Erscheinung auch bei anderen Giften zu beobachten war, könnte man beinahe zu der Ansicht kommen, es handle sich hier um eine ganz spezifische Wirkung des Strychnins.

Ein zweites giftig wirkendes Alkaloid ist das Nikotin. Es wurden hier Versuche mit vier Arten gemacht, die ergaben, daß Nikotin viel schwächer auf die Characeen einwirkt, als Strychnin. Die stärkste Dosis, die als mit der letalen fast identisch bezeichnet werden kann, ist 0,002%, und zwar bei Chara rudis, während die schwächste 0,0001% bei Chara foetida f. bevibracteata ist. Die Wirkung des Giftes gibt sich auch hier in den verschiedenartigsten Umbildungen der Sexualorgane kund, von ganz einfachen angefangen bis zu komplizierten vegetativen Knäueln des männlichen Astes.

Ein weiteres Alkaloid, das aber ganz bedeutend weniger giftig ist, wurde an Chara foetida f. bracteata und Chara rudis im Koffein angewandt. Schon Löw schreibt hierüber: „Für Infusorien und Algen ist Koffein kaum ein Gift zu nennen; sie bleiben sogar in 0,5%iger

Lösung tagelang lebendig". Ebenso gering wie die Giftwirkung ist hier auch die Zahl der Umbildungen. Sie beschränken sich auf die einfachsten Fälle und sind außerdem auch nicht besonders häufig, z. B. unter 14 fertilen Knoten eines Blattwirtels sind drei mit Mißbildungen, das sind rund 21%.

Quillaja-Saponin, ein Glukosid, wirkt etwas stärker. Bei Chara foetida vor allem entstehen am weiblichen Ast vornehmlich Antheridien, man kann gewissermaßen von einer „Antheridiensucht" sprechen.

Um zu sehen, ob vielleicht auch andere Stoffe, wie z. B. das Schilddrüsenhormon auf die Sexualorgane der Characeen wirken, wurden auch damit Versuche gemacht. Es wurde dazu in Substanz reines 1%iges Schilddrüsenpulver, des von der I. G. Farbenindustrie A. G. hergestellten Jodpräparates Elityran verwendet, welches mir das hiesige pharmazeutische Büro der I. G. Farbenindustrie in zuvorkommendster Weise besorgt und zur Verfügung gestellt hat. Die Ergebnisse waren ganz gut, indem sich nämlich sowohl in Lösungen von 1,5 g Substanz pro Liter Wasser als auch in solchen von 0,02 g pro Liter verschiedene Mißbildungen am weiblichen Ast zeigten. Genaue Grenzen konnten hier nicht festgestellt werden, da nur eine begrenzte Anzahl von Versuchsreichen gemacht werden konnte. Es war jedoch festzustellen, daß bei niederen Konzentrationen die Wirkung stärker war als bei höheren und das ebenso bei Chara fragilis wie bei Chara foetida.

Außer den genannten Lösungen wurden noch in größerem Maßstab Oxalsäure, Thymol, Harnstoff und Kaliumpermanganat zu Versuchen verwendet. Jedoch konnte mit keinem dieser vier Stoffe ein sicherer positiver Erfolg erzielt werden. Alle bisherigen Versuche waren mit Pflanzen ausgeführt, die der Gattung Chara angehören. Eine andere ebenfalls häufigere Gattung ist Nitella. Sie ist unberindet und daher viel zarter. In der Hauptsache wird das wohl der Grund der größeren Empfindlichkeit sein, wenigstens gleicht ihr in diesem Punkte die ebenfalls unberindete Chara coronata. Ein zweiter Grund wird wahrscheinlich auch in der dünneren und feineren Beschaffenheit der Zellmembran liegen. Die Verschiedenheit tritt auch zutage in der Art der Miß-

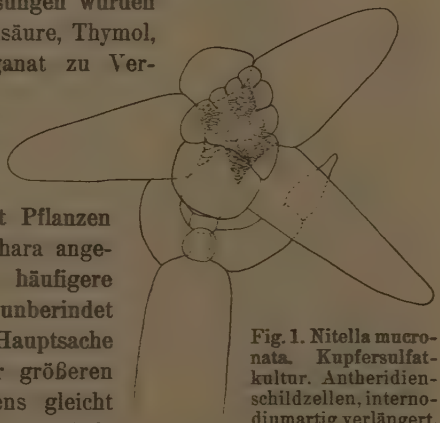


Fig. 1. Nitella mucronata. Kupfersulfatkultur. Antheridienschildzellen, internodiumartig verlängert.

bildungen, indem hier nicht so umfangreiche Zellhaufen gebildet werden und auch eine eigentümliche Neiguug der Antheridienschildzellen besteht ihr Volumen zu vergrößern (Fig. 1). $CuSO_4$ und Strychnin erweisen sich hier als wirksamstes Störungsmittel. Da bei dieser größeren Empfindlichkeit dieser Gattung immer sehr viele Versuchsserien eingingen, gelang nur eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Versuchen.

Nitella mucronata.

	Minimum in %	Maximum in %
$CuSO_4$	0,00001	0,00009
Strychnin	0,00001	0,00008

2. Die am längsten bekannte Methode bei Characeen Mißbildungen hervorzurufen, ist die der Änderung der Beleuchtungsverhältnisse, sei es durch künstliche oder natürliche Verdunkelung des ganzen Sprosses. Sie wurde bei allen Versuchspflanzen und auch noch einigen nicht angeführten angewendet und hatte überall vollen Erfolg. Man kann die Verdunkelung auch so durchführen, daß man die Chara- und Nitellasprosse in aufrechter, wagerechter oder verkehrter Lage in Schlamm einbettet und so eine totale Verdunkelung erreicht. Nitella ist sogar noch nach 2 Monaten in gutem Zustand und führt ziemlich viel Chlorophyll. Es werden meist von einem Knoten mehrere nach oben wachsende Achselsprosse gebildet, Rhizoiden dagegen meist in geringer Zahl. Chara bildete viele nacktfüßige Zweige, einzelne Vorkeime und dazwischen viele Rhizoiden. Die Hauptsprosse selbst gehen bei Chara gewöhnlich ziemlich bald zugrunde. Auch Müller führt bei solchen Versuchen ein frühes Absterben an. Berindete, also weiter ausgebildete Blätter und Sprosse sind weniger fähig weiter zu wachsen und die neuen Sprosse, sei es die normal stehenden Seitensprosse oder die nacktfüßigen Zweige, sind alle einfacher, da sie meist ohne Berindung sind. Nur vereinzelte Charasprosse krümmen sich negativ geotropisch und wachsen nach der Oberfläche. Meist, bei Nitella fast immer, blieb der Hauptsproß in seinem Wachstum gehemmt, ebenso wie in der Weiterentwicklung der Blätter. Die Gametangien können sich wohl noch etwas weiter entwickeln, sie gelangen aber nie bis zum Stadium der Reife. Umbildungen an den Gametangien traten aber nie auf.

Verdunkelt man aber nun nicht den ganzen Sproß, sondern nur die junge Sproßspitze, so ergeben sich andere Resultate. Die Sproßspitzen von Chara fragilis f. laxa, Chara foetida f. brevibracteata, Chara intermedia wurden durch Einnähen in Stoff verdunkelt. Die mit ganz dickem schwarzen Tuch verdunkelten Sproßspitzen hemmten ihr Wachstum und entwickelten ihre bereits angelegten Gametangien nicht mehr

weiter, dagegen wurden, ähnlich wie es Richter von isolierten Sproßspitzen schildert, an allen verdunkelten Knoten eine große Anzahl von Rhizoiden und außerdem noch nacktfüßige Zweige gebildet, die wieder Rhizoiden tragen können (es liegt hier keine Verwechslung mit abstehender Berindung vor). Rhizoiden wie nacktfüßige Zweige waren farblos und bohrten sich durch das dicke Tuch einen Weg an das Licht. Dagegen bildete die abstehende Sproß- und Blattberindung nur ein dichtes Gewirr von Fäden. Zur Bildung von Anomalien kam es jedoch in keinem Falle. Bei etwas dünnerem, etwas durchsichtigen schwarzen Stoff war die Rhizoidenbildung nur mehr sehr schwach und auch die Bildung von nacktfüßigen Zweigen war äußerst spärlich, hingegen zeigte der Sproß mit den Blättern ein etwas stärkeres Wachstum. Vereinzelt zeigten sich hier Übergänge von weiblichen und männlichen Gametangien zum vegetativen.

Man könnte nun denken, daß auch die entgegengesetzte Methode, nämlich nicht Verdunkelung, sondern die Überführung von Charapflanzen, die nur schwach beleuchtet waren, in eine sehr helle Umgebung eine Störung im Stoffwechsel darstellen könnte, die sich dann auch in Mißbildungen der Sexualorgane auswirkt. Zu diesem Zweck wurden Pflanzen verwendet, die längere Zeit in einem verhältnismäßig dunklen Raum gestanden waren, sich also ganz gut an diese Lichtverhältnisse gewöhnt hatten und gut fruktifizierten. Über den Kulturschalen wurde nun eine 500 kerzige Osramnitralampe aufgehängt, die von den einzelnen Kulturen 35—130 cm Abstand hatte. Zur Verhinderung zu starker Erwärmung standen alle Schalen in fließendem Leitungswasser. Der Erfolg war unerwarteterweise ganz negativ. Es zeigten sich überhaupt keine Umbildungen. Im Gegenteil, die Versuchspflanzen wurden in ihrem Wachstum außerordentlich gefördert, also in Übereinstimmung mit den Angaben Karlings und entwickelten ihre Gametangien in ganz bedeutend kürzerer Zeit als unter normalen Lichtverhältnissen. Eine Störung lag also hier nicht vor. Manche Nitellen wiederum, welche an sehr tiefen, dunklen Stellen wachsen, zeigen das entgegengesetzte Verhalten und sterben bei zu starker Besonnung ab. Hier liegt also doch eine, wenngleich auch starke Störung vor, obgleich natürlich berücksichtigt werden muß, daß Nitella viel empfindlicher ist. Manche Änderung der Lebensbedingungen, wie gerade plötzlich einsetzende starke Belichtung, wirkt sich vielleicht bei Chara zunächst in der Hauptsache auf die Rindenzellen und erst dann auf die übrigen Zellen schädigend aus. Es nimmt daher nicht wunder, wenn Nitella bei Behandlung mit der Nitralampe sehr leicht abstirbt.

Bekanntlich sind auch ultraviolette Strahlen und Röntgenstrahlen, wenn sie zu stark sind, für die Pflanzen schädlich. Aber weder Versuche mit der Quarzlampe (Hanauer Höhensonne) noch Röntgenstrahlen brachten ein sicheres Ergebnis. Die Bestrahlung mit der Quarzlampe wurde ohne Filter und in einem Abstand von 0,5—1 m von der Lichtquelle bei einer Beleuchtungsdauer von 15—20 Minuten ausgeführt. Für die Dauer der Bestrahlung wurden die Pflanzen aus dem Wasser genommen. Die Behandlung mit Röntgenstrahlen fand im Nymphenburger Krankenhaus statt, und zwar unter folgenden Bedingungen. 400 R-Strahlung. 150 Kilo Volt 4 Mill. Amper. Runder Tubus von 9 cm ø. Aluminiumfilter von 1 mm. Abstand 23 cm. Biologisches HED bei dieser Strahlenqualität 325 R. Belichtungsdauer 5 Minuten. Bei beiden Bestrahlungsarten zeigte sich vor allem eine Schädigung der Antheridien und Eiknospen. Sie wurden weiß und fielen ab, die Antheridien, ohne ihre Spermatozoiden zu entlassen. Sonst zeigten sich aber trotz wiederholter Bestrahlung der Kulturen fast keine Veränderungen.

3. Nachdem auf die geschilderte Weise mit Lichtveränderungen teilweise Erfolge erzielt waren, war es naheliegend, einen anderen wichtigen Faktor, die Temperatur, zu untersuchen. Es wurden dabei verschiedene Versuchsschalen mit mehreren Charaarten aus Räumen mit ca. 10°, in welchen sie lange Zeit gestanden hatten, in solche mit 30—35° gebracht. Die Temperaturveränderungen wurden auch in der Weise durchgeführt, daß die Pflanzen plötzlich in 30—35° warmes Wasser gebracht wurden, teilweise darin belassen wurden, teilweise auch wieder in Wasser der ursprünglichen Temperatur zurückgelegt wurden. Auch kurze Bäder in Wasser von noch etwas höherer Temperatur sowie langsame Überführung aus kaltem in immer wärmere Räume wurden versucht, jedoch war in keinem Fall irgendeine Veränderung der Sexualorgane zu bemerken. Die Temperatur scheint also ohne Einfluß auf das Auftreten von Mißbildungen zu sein, was ja sehr verwunderlich ist und eigentlich nicht zu erwarten war, da ja verschiedentlich abnorme Bildungen in warmen Quellen geschildert wurden. So schreibt Migula von Chara foetida f. decipiens: „Eine Mißgeburt in jeder Hinsicht. Denn was nur irgend von Zellen an den Stengelknoten und Blattknoten vorhanden ist, hat den sonderbaren Trieb auszuwachsen und sich zu allerlei Dingen zu gestalten, zu denen es eigentlich gar keine Berechtigung hat."

Eine ganz andere Methode, die versuchsweise nebenbei angewendet wurde, zur Erzielung von Mißbildungen war die der mechanischen Verletzung. Es kamen von Chara hierzu nur ganz junge Blätter in Betracht, von welchen an den fest zusammenschließenden Knospen meist

einige entfernt werden mußten, um zu den jungen Gametangienanlagen gelangen zu können. Man kann natürlich den Einwurf machen, daß diese vorbereitende Prozedur schon allein eine Störung im normalen Zustand der ganzen Pflanze und noch mehr des betreffenden Blattwirtels bedeute, ferner daß abgesehen vom Wundreiz, die bis dahin noch fast gar nicht grünen Blätter der Knospe plötzlich mehr Licht bekommen.

4. Wurden an jungen Antheridien, die eben in das Achtzellenstadium eingetreten waren, ein oder zwei Oktanten mit einer Nadel vorsichtig zerstört, so wurde die Entwicklung des Antheridiums entweder vollständig gehemmt oder die unverletzten Oktanten entwickelten sich (bei ca. 20 %) ganz normal weiter. Das ausgewachsene Antheridium hatte an der verletzten Stelle lediglich kleine Einbuchtungen, während die übrigen Oktanten sich auf Kosten der fehlenden ausdehnten und so schließlich zusammen ein ziemlich rundes Antheridium lieferten. Wird das Antheridium vor dem Achtzellenstadium verletzt, so wird es meist ganz im weiteren Wachstum gehemmt und verändert sich nicht mehr. Nur in vereinzelten Fällen entwickelten sich die drei anderen Quadranten normal weiter und lieferten 6 Oktanten. Zweimal glückte es auch durch Zerstörung zweier Quadranten eine Weiterentwicklung zu einem Antheridium mit vier „Oktanten" beobachten zu können. Von zweizelligen Antheridien eine Zelle zu zerstören, gelang nur ganz selten, da dieses Stadium nur sehr kurze Zeit dauert. Aus der verbleibenden Zelle ging in einem Fall ein einzelliges Blättchen, einmal ein dreizelliges und einmal ein Antheridium mit vier Oktanten, wenn es auch etwas langgestreckt war, hervor. In den übrigen Fällen entwickelte sich die Zelle nicht mehr weiter.

Fig. 2. Chara rudis: Durch Verletzung und Quetschung der Krönchenmembran hat sich dieses nochmals geteilt. Krönchenzellen schraffiert.

Die Eiknospen bleiben sehr oft bei Entfernung oder teilweiser Zerstörung des Antheridiums in ihrer Entwicklung zurück. Bei Zerstörung der Eizelle auf jungen Stadien wachsen die Hüllschläuche ganz normal weiter. Die etwa schon gebildete Wendezelle stirbt meist daraufhin bald ab. Verletzt man die Membran der jungen zweizelligen Hüllschläuche etwas am Krönchen, ohne die Zellen zu zerstören, so findet oft eine Weiterteilung des Krönchens durch Bildung eines zweizelligen oder eines Knotens statt (Fig. 2), der dann wieder kleine Hüllschläuche nach außen bilden kann. Die Scheitelzelle dieses Knotens

kann dann ebenfalls zum Hüllschlauch oder auch zu einer Krönchenzelle werden. Ebenso können auf den gleichen Eingriff hin die Hüllschläuche ungleich lang werden und bei ihrer Verletzung auf einzelligen Stadien wird oft kein Krönchen mehr abgegliedert. Eine häufige Erscheinung, die auch in der Natur öfters zu finden ist und die auch Schmucker anführt, ist die dichotome Verzweigung der einzelligen Brakteolen; sie kann durch leichte Verletzung der Membran dieses Blättchens hervorgerufen werden; auf natürliche Weise entstehen diese Bildungen wahrscheinlich durch das Anfressen durch kleine Wassertiere. Die Brakteole braucht dabei durchaus nicht auf einem ganz jungen Stadium zu stehen.

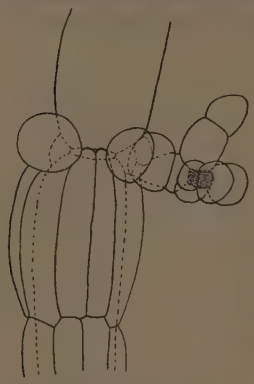


Fig. 3. Chara foetida: Abgetrenntes Blatt auf Agar, männl. Ast mit Knoten, an dem fünf Blättchen stehen.

Die Wachstumsbedingungen zu ändern, wurde noch auf eine andere Art und Weise versucht durch Kultur isolierter Charablätter. Die jungen Blätter wurden vom Sproß abgetrennt und nach dem Auswaschen im Wasser zur Entfernung von Plasmaresten in verschiedene Nährlösungen von abgestufter Konzentration gebracht, teilweise in Form von Objektträgerkultur, teilweise auch auf Agar ausgelegt. Soviel ich aus der Literatur ersehen kann, ist es nie geglückt, abgeschnittene Blätter zur Weiterentwicklung zu veranlassen, und in der Regel gelingt es auch nicht, sie längere Zeit am Leben zu erhalten. Auch mir gelang es nur bei ganz wenigen Blättern weitere Teilungen zu erzielen, und zwar nicht in Nährlösungen, sondern bei den Agarkulturen. Verwendet wurde Bennecke-Agar und Torfagar nach Wettstein teilweise mit verschieden starkem Zusatz von Rohrzucker. Die Blätter wuchsen auf Agar nur äußerst langsam und solche, die ihre Gametangien schon fertig angelegt haben, entwickelten sich nie weiter.

Bei Bennecke-Agar mit 1% Rohrzuckerzusatz waren unter 64 Blättern von Chara foetida drei, die weitere Zellen ausbildeten. Am mittleren Blattknoten (2 Fälle) oder am obersten (1 Fall) stand statt der Eiknospe eine kleine Zelle und an Stelle des Antheridiums entwickelte sich ein mehrzelliges vegetatives Gebilde (Fig. 3). Auf Torfagar mit 5% Rohrzuckerzusatz fand sich unter 47 ausgelegten Blättern von Chara rudis eines, das am mittleren Blattknoten einen Vorkeim gebildet hatte. Nach vorsichtiger Übertragung in Wasser ging daraus ein schöner normaler Sproß hervor (Fig. 4).

5. Die Blätter der Characeen, an deren adaxialer Seite der Plusseite, die Gametangien ausschließlich sitzen, sind dorsiventral. Es wäre nun denkbar, daß diese Dorsiventralität aufgehoben oder verändert werden könnte durch Drehen auf dem Klinostaten. Die Sprosse wurden mit ihrer Achse an Stäben festgebunden. Besonders wurde dabei darauf geachtet, daß die jungen Spitzen gut befestigt waren. Die Sprosse wurden in ein Zylinderglas gebracht, das an der wagrechten Achse eines Klinostaten angebracht und dann gedreht wurde. Das Wechseln des Wassers wurde durch Anbringung eines Zu- und Ablaufrohres ermöglicht.

Auf ähnliche Weise wurde das gleiche durch eine einseitig wirkende Kraft, die Zentrifugalkraft, zu erreichen gesucht. Hier wurden die Sprosse von Chara foetida und fragilis aufrecht und teilweise mit der Spitze nach unten am Stab befestigt und in einen Glaszylinder mit vier Stäben gebracht, der ganz mit Wasser gefüllt war. Trotz vierzehntägiger Dauer beider Versuche war bei keinem irgendeine Änderung der Symmetrieverhältnisse zu bemerken. Bei dieser Gelegenheit wurde auch der Versuch gemacht, die Bildung der ersten Wand in der Charaspore hinsichtlich ihrer Lage durch Zentrifugieren oder Klinostatieren etwas zu verändern. Die Sporen, es wurde intermedia gewählt, wurden durch Einlegen in steifen Agar oder auch durch Festbinden in eine bestimmte Lage gebracht. Ein Erfolg wurde aber auch hier nicht erzielt.

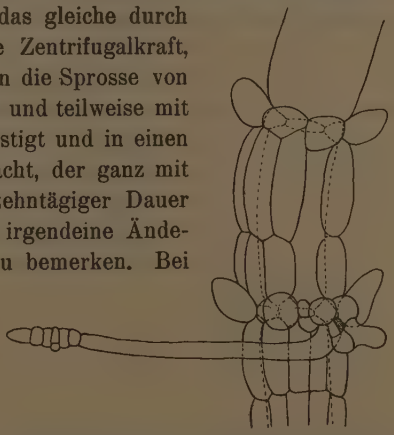


Fig. 4. Chara rudis, abgetrenntes Blatt auf Agar, Knoten etwas verschoben. Die nach unten gebildete Rindenzelle ist zum Vorkeim geworden.

Aus all diesen eben beschriebenen Versuchen geht sicherlich hervor, daß die Characeen durch Änderungen oder Störungen der verschiedenen Lebensbedingungen in der Bildung ihrer Gametangien beeinflußbar sind. Die Ursachen, welche die Störungen hervorrufen, können verschiedener Natur sein, so z. B. vor allem chemischer, und durch Lösungen von Giften als Kulturmedium wird dann eine störende Wirkung bei den Pflanzen hervorgerufen. Die Giftigkeit der einzelnen Mittel schwankt zwischen verhältnismäßig engen Grenzen und auch die Characeen reagieren mit verschieden stark modifizierten Mißbildungen darauf. Ein recht wirksames Gift liegt im Kupfersulfat vor. Unter seiner Einwirkung entstehen Mißbildungen, und zwar verschieden stark

ausgebildete, oft in der Weise, daß man an den einzelnen Knoten eines Blattes eine von unten nach oben sich steigernde Komplizierther der Bildungen erkennen kann. Denn an den untersten Knoten sitzen meist die am weitesten fortgeschrittenen Gametangien. Neben Kupfersulfat wurden noch andere Gifte, wie Sublimat, Strychnin, Nikotin, Koffein, Saponin und Elityran gebraucht. Bei allen zeigte sich eine mehr oder weniger starke Wirkung in Gestalt von Mißbildungen, die bei den einzelnen chemischen Stoffen sich nicht voneinander unterscheiden. Es gibt damit also keine spezifisch wirkende Gifte, sondern alle gebrauchten Mittel haben den gleichen Endeffekt. Nitella scheint zwar infolge ihres anders gearteten Baues etwas anders zu reagieren, aber die Wirkungen von Lichtverminderung, Kupfersulfat und Strychnin gleichen auch hier einander und bestätigen vollauf die Versuche bei Chara.

6. Bringt man nun die Versuchspflanzen nicht gleich in eine stärkere $CuSo_4$- oder einen von den genannten Stoffen führende Lösung, sondern fängt bei sonst wirkungslosen schwachen Dosen an und verstärkt diese ganz allmählich, so stellt sich keine Giftwirkung durch Auftreten von Anomalien ein. Ebenso kann man in einer Kultur mit mederer Giftkonzentration, die aber schon zur Bildung von Anomalien führt, ein langsames Abklingen der Wirkung feststellen, wenn man die Kultur unter den gleichen Bedingungen weiterzieht. Die Verminderung der Umbildungen geht aber viel langsamer vor sich, als wenn man die Pflanze wieder in gewöhnliches Wasser zurückbringt, nachdem das Gift eine Zeitlang eingewirkt hat. Es tritt hier ganz offensichtlich eine Gewöhnung an das Gift ein, dessen Konzentration übrigens bei langsamer Konzentrationserhöhung bis zu einem gewissen Punkt, der über der sonst tödlichen Konzentration liegt, gesteigert werden kann. Damit es also zu Mißbildungen kommt, ist eine plötzlich eintretende Störung nötig, die sich auf das Plasma und die Kerne erstreckt. Denn daß das Protoplasma aus dem Gleichgewicht gebracht werden muß, geht hervor erstens aus der auffallend großen Zahl von Zellteilungen, die ja solche Ausmaße annehmen kann, daß ganze Zellhaufen entstehen, wie sie sonst bei den Characeen nicht häufig vorzukommen pflegen, zweitens aus der Tatsache, daß sich oft noch Zellen weiterteilen, z. B. die Kronchenzellen von Chara, die es normalerweise nicht mehr tun. Auch die kurz vorher erwähnte Erscheinung, daß verschiedene Gifte die gleiche Wirkung haben, spricht dafür. An diesem Ergebnis ändert auch nichts der negative Ausfall der Versuche mit Oxalsäure, Thymol, Harnstoff und Kaliumpermanganat. Ebensowenig wie die ergebnislosen Versuche bei Beleuchtung und Bestrahlung, Temperaturwechsel, Kino-

statieren und Zentrifugieren. Es ist dabei zu berücksichtigen, daß die Characeen gegen manche Einflüsse vielleicht an und für sich sehr widerstandsfähig sind, man denke nur an die Fähigkeit von Nitella, bei Sauerstoffmangel lange weiterleben zu können. So hatte ich auch eine Nitella-Kultur, die drei Monate lang mit einer sehr dicken Schicht von Paraffinum liquidum an der Oberfläche vom Luftzutritt abgeschnitten war, aber trotzdem gut gedieh und keinerlei Schädigungen erkennen ließ.

b) All diesen negativen Ergebnissen stehen noch die weiteren Erfolge bei mechanischer Verletzung, partieller Verdunkelung und vor allem bei den nie versagenden Versuchen mit Lichtverminderung gegenüber. Gerade im letzten Fall kam mir auch die Natur zu Hilfe und lieferte selbst den Beweis, daß es beim Auftreten von Mißbildungen hauptsächlich auf eine Störung ankommt. So beobachtete ich an einer Stelle in einem Graben in der Nähe des sogenannten Schwarzhölzls im Dachauer Moos während zweier Vegetationsperioden Chara fragilis f. normalis. Sie bildete einen ziemlich großen Bestand und bedeckte fast den ganzen Boden des Grabens. Im Frühjahr fruktifizierte sie ziemlich reichlich und war wirklich in jeder Hinsicht normal. In diesem Graben wuchs auch in großer Menge Phragmites, wovon im Frühjahr nur die basalen Reste vorhanden waren und am Rande stand ein Weidenbusch. Im Mai jedoch trieben am Schilf neue Sprosse aus, entfalteten ihre Blätter und ebenso belaubte sich der Weidenbusch. Da das Schilf so dicht stand, konnte man den Grund des Grabens nicht mehr sehen, ohne es auseinander zu biegen. Sobald einige Zeit nach der Entfaltung der Blätter vergangen war, zeigten sich nun bei Chara fragilis, welche immer noch einen ganz üppigen Bodenüberzug darstellte, an den Gametangien die verschiedenartigsten Durchwachsungen und Umbildungen, genau so wie sie auch auf künstliche Eingriffe hin erfolgten. Die Erscheinung zeigte sich also offensichtlich erst, als eine Störung durch die Beschattung durch das Schilf eingetreten war und diese Störung trat ziemlich plötzlich ein, da die Entfaltung der Blätter sehr rasch vor sich geht. Um den Fall genauer nachprüfen zu können, nahm ich im Sommer diese anormale Chara fragilis in Kultur. Die Abnormitäten wurden zunächst trotz der normalen Lichtverhältnisse immer noch in dem gleichen Maß wie vorher gebildet, aber mit der Zeit verschob sich das Verhältnis von abnormalen zu normalen Gametangien zugunsten der letzteren, und im März des nächsten Jahres wurden gar keine abnormalen mehr gebildet und so blieb es auch weiterhin. Die Störung klingt also erst nach einiger Zeit und dann langsam ab. Ernst und Schmucker haben gefunden, daß die anormale Pflanze

immer anormal blieb. Ich kann es bei dem vorliegenden Beispiel sowie auch bei meinen anderen Versuchen nicht bestätigen. So verlor sich bei einer Chara foetida, die bei einem Wasserstand von nur einigen Zentimetern sehr dicht im hiesigen Botanischen Garten wuchs, ihre Eigentümlichkeit zwei Nachbarzellen am Blattknoten zu Antheridium und Eiknospe auswachsen zu lassen, bei Kultur wieder vollständig. Nach Schmuckers Ansicht gibt es Rassen, die besonders leicht auf Außenfaktoren reagieren. Es könnte nun in meinem Fall eine solche vorliegen, jedoch ist hier die Anomalie nicht dauernd, sondern sie geht wieder langsam zurück. Eine Andeutung von diesem Verhalten scheint sich auch an dem überwinterten Material Schmuckers gezeigt zu haben, denn er berichtet, daß die Anomalien seiner Kulturen trotz ungünstiger Lichtverhältnisse „qualitativ wie quantitativ ganz auffallend zurücktraten". Daß mein im Dachauer Moos beobachteter Fall nicht eine Rasse darstellt, die vielleicht, wie man sich vorstellen könnte, periodisch im Sommer oder nach einer gewissen Fruktifikationszeit Anomalien bildet, wird dadurch widerlegt, daß das im Frühjahr eingesammelte Material in Kultur unter günstigen Lebensbedingungen ganz normal blieb. Daß dieser eventuelle Einwand nicht ganz absurd ist, zeigt sich auch in der Eigentümlichkeit, daß gerade zu Beginn oder am Ende einer Fruktifikationsperiode oft nur Antheridien bzw. Eiknospen an den Blättern zu finden sind. Und wie hier zuerst Blätter nur mit Antheridien und dann mit Eiknospen entstehen, könnten hier zuerst normale und dann anormale Blätter gebildet werden. Es ist hier allerdings auch oft zu beobachten, daß am Schluß einer Vegetationsperiode nur eine Eiknospe von allen am Blatt stehenden sich bis zur vollkommenen Reife weiterentwickelt. Die anderen, sowie die Antheridien bleiben alle stehen und alle Stoffe werden scheinbar zugunsten dieser einen Eiknospe verwendet, damit sie durch schnellere Entwicklung noch zum Ziele gelangt. Man kann diese Eigentümlichkeit nicht durch die vielfach vorhandene Proterandrie erklären, denn ich sah diese einzelnen geförderten Eiknospen auch an Pflanzen mit vielen Antheridien. Einen weiteren Beweis, daß der untersuchte Fall nicht auf Erblichkeit der abnormen Bildungen beruht, erblicke ich darin, daß auch reife Sporen von anormalen Pflanzen wieder ausgesät wurden, aber immer ganz normale Pflanzen daraus hervorgingen. Auch von den künstlich beeinflußten Versuchspflanzen wurden die Sporen anormaler Blätter ausgesät und soweit es möglich war zum Keimen gebracht. Aber auch hier war alles normal; selbst die aus den ziemlich kleineren Sporen der großen Knäuel hervorgehenden Pflanzen zeigten kein anderes Ver-

halten. Es ist allerdings einzuwenden, daß diese eine daraus hervorgehende Generation ja an und für sich eigentlich nicht vollständig beweisend ist für die Unvererbbarkeit der Mißbildungen. Meiner Ansicht nach gibt es wohl Rassen, die gegen äußere Einflüsse besonders empfindlich sind und unter ungünstigen Bedingungen Anomalien bilden, die für sich nicht erblich sind und ich glaube, daß diese Empfindlichkeit wenigstens bei Chara eng mit der ganzen Konstitution, also auch mit dem äußeren Habitus zusammenhängt. Die Empfindlichkeit des einzelnen Individuums (nicht der Rasse) wird natürlich in den Fällen gesteigert, wo die Pflanzen in $CuSO_4$-Lösung gebracht worden sind, deren Wirkung sich äußerlich noch gar nicht zu zeigen braucht. Es genügt dann eine ganz kleine andere Störung, z. B. schlechtere Belichtung, um den Anstoß zur Bildung von Anomalien zu geben. Darauf führe ich auch das Ausfallen mancher Versuchsreihen, z. B. bei andauernd schlechtem Wetter mit den damit verbundenen schlechten Lichtverhältnissen zurück. Erblich konstante Formen, wie sie Ernst neben veränderlichen bei Chara crinita gefunden hat, sind meiner Meinung nach nur sehr selten und ich habe auch bei meiner Arbeit wohl verschieden anormale Formen, auch Formen nicht angeführter Arten in der Natur gefunden, jedoch keine erwies sich, soweit es die Konstanz der Mißbildungen betrifft, als erblich konstant. Nach all dem hat also wohl Walther recht, wenn er annimmt, daß „es sich dabei nur um bloße Modifikationen handelt, weil die Vergrünungen und Verschiebungen der Gametangien experimentell hervorgerufen werden können", wenn auch im allgemeinen die Begründung nicht mehr stichhaltig ist.

IV. Morphologisches.

Bei der Verschiedenartigkeit der Mittel, welche eine Störung hervorrufen, war auch eine verschiedenartige Wirkung zu erwarten gewesen. Daß dies nicht zu konstatieren war, wurde bereits berichtet. Abgesehen davon, daß bei Chara fragilis und foetida auch besonders komplizierte Mißbildungen auftraten, wie sie bei den anderen Arten z. B. rudis nicht oder nur in Ausnahmefällen zu finden sind, war die Wirkung überall die gleiche. Auch die verschiedene Witterung und die damit zusammenhängende Schwankung der Lichtintensität hatte ebensowenig wie die Ernährungsbedingungen und die bei den Versuchen nicht ganz konstante Temperatur einen spezifischen Einfluß auf die Ausgestaltung und Eigenart der Mißbildungen. Zweifellos müßten dann beispielsweise bei einem Versuch nur Mißbildungen von einer

ganz bestimmten Art oder nur bis zu einer ganz gewissen Grenze der Kompliziertheit gehende auftreten; während bei einem weiteren später angesetzten Versuch mit den gleichen Versuchspflanzen und bei ganz gleicher Giftkonzentration wieder bestimmte andere Typen von Mißbildungen auftreten müßten. Denn die Pflanzen des zweiten Versuches sind meist bereits älter, also auf einem ganz anderen Stadium der Entwicklungsfähigkeit, das verwendete Leitungswasser kann sich in seiner Zusammensetzung etwas geändert haben, die Lichtverhältnisse sind ganz andere geworden. In Wirklichkeit treten aber schon oft an den einzelnen Knoten eines einzigen Blattes so voneinander verschiedene Gebilde auf, wie man sie sich auf den ersten Blick als durch ganz entgegengesetzte Lebensbedingungen zustande gekommen denken könnte. Hier und da wiederum zeigten manche Blattwirtel oder bestimmte Blattknoten ziemlich gleichartige Mißbildungen, die dann plötzlich durch ganz andersgeartete unterbrochen waren.

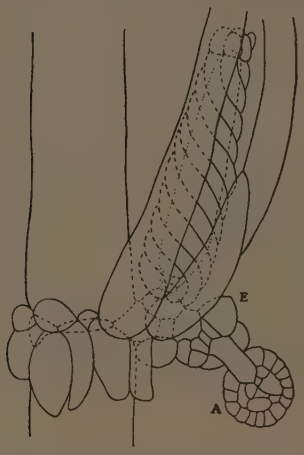


Fig. 5. Chara contraria. Strychninkultur, männl. Ast mit Knoten, der eine Eiknospe = *E*, ein terminales Antheridium = *A* und zweizellige Blätter trägt.

Damit komme ich auf die verschiedenen Arten der Umbildungen zu sprechen. Im wesentlichen hat schon Goebel die verschiedenen vorkommenden Typen und Entwicklungsmöglichkeiten ausführlich besprochen und ich kann hier nur noch einige Ergänzungen anführen und auf verschiedene dabei auftretende Fragen etwas eingehen.

Auf den ersten Blick hin scheint es sehr wahrscheinlich, daß bei der unterschiedlichen Stellung von Antheridium und Eiknospe besonders bei Nitella an diesen Gametangien auch ganz voneinander verschiedene Bildungen auftreten. Da aber Goebel die Homologie der männlichen und weiblichen Gametangien klargelegt hat, nimmt es nicht Wunder, wenn beide Äste die gleichen Gebilde aufweisen. Ein Unterschied darin kommt wohl nur dadurch zustande, daß sich Antheridium und Eiknospe etwas verschieden entwickelt haben und diese Verschiedenheit klingt auch noch bei den Umbildungen nach, da sie erblich festgelegt ist. Es bedarf daher einer starken Störung im Stoffwechsel und in der Leitung der Hormone, daß es an männlichen und weiblichen Ästen zu gleichen Mißbildungen kommt.

a) Äußerlich am weitesten von einem vegetativen Blättchen aus weiter entwickelt hat sich das Antheridium. Goebel und nach ihm noch andere, z. B. Schmucker, bezeichnen das Antheridium, d. h. den männlichen Ast für schwerer beeinflußbar als den weiblichen. Es mag das vielleicht jedenfalls damit zusammenhängen, daß der männliche Ast stärker induziert ist als die noch blattähnlichere Eiknospe und infolge dieser Spezialisierung schwieriger von der allgemeinen Norm abgeändert werden kann. Die Tatsache, daß man Blattknoten finden kann, deren Eiknospen normal (Fig. 5), deren Antheridium aber eine Umbildung erfahren hat, spricht durchaus nicht dagegen, wenn man sich erinnert, daß sich Eiknospe und Antheridium nicht gleichzeitig entwickeln, sondern das letztere sehr oft voraus ist. Zur Zeit der Störung ist vielleicht gerade das Antheridium in Teilung begriffen und bei der Teilung der Eiknospenmutterzelle ist die Störung schon etwas abgeklungen.

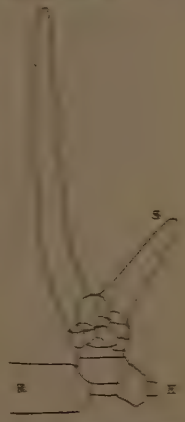


Fig. 5. Chara intermedia. Verlaubtes Antheridienstielzweizellig. Die Segmentzelle hat noch unten spärlich vier gestreifte Zellen gebildet, oben einen Knoten mit fünf Zellen, wovon eine sich blättchenartig gestreckt hat. S = Scheitelzelle, R = Rindenzelle, E = Knoten der normalen Eiknospe.

1. Vegetative Ausbildung des Antheridiums.

Sowohl bei vegetativer wie auch bei anderen Veränderungen des männlichen Astes bleibt in vielen Fällen, wie vorhin bemerkt, die Eiknospe davon unberührt. Das wird wohl auch mit ein Grund sein dafür, daß man bei Veränderungen der Antheridien am männlichen Ast nur selten Eiknospen auftreten sieht, während am weiblichen Ast sehr oft Antheridien stehen, da die dafür zur Verfügung stehenden Stoffe und Hormone ganz normal an der erblich fixierten Stelle verwendet werden können und so kein Grund zu einer Verlagerung vorhanden ist. Die Veränderungen sind daher sehr oft vegetativer Art: a. Sie können zunächst einen vegetativen Teil des Gametangiums den Antheridienträger betreffen. So kann sich bei Nitella mucronata durch Strychnin die normalerweise vorhandene Antheridienträgzelle ebenso strecken, wie es Goebel 1918 bei Chara foetida in Abb. S. I zeigt. Die obere Zelle bleibt dann oft sehr klein. Daß bei Chara die Stielzelle, die doch gewöhnlich als ein unteilbares Internodium bezeichnet wird, sich noch weiter teilt, wie es öfters geschildert wurde und bei Nitella normal ist, bestätigt aufs neue die Querteilung bei Chara intermedia in Fig. 6 und ein Fall bei Chara fragilis, während die Stiel-

stelle von Nitella mucronata auch dreizellig werden kann (Fig. 8) oder auch sich längsteilen kann (Fig. 9). b) Auch das Antheridium selbst kann durch vegetative Zellen ersetzt werden. Die Antheridienmutterzelle kann sich teilen und einen Knoten bilden, der an seiner Peripherie von fünf Zellen umgeben ist und terminal ein Blättchen trägt (Fig. 10). Das Gleiche kann auch bei Bildung von nur vier Zellen am Knoten entstehen, wobei allerdings oft keine Eiknospe mehr gebildet wird. Diese Erscheinung kann noch etwas variieren, wenn einige Zellen des Knotens sich teilen und blättchenartig strecken, während die Scheitelzelle

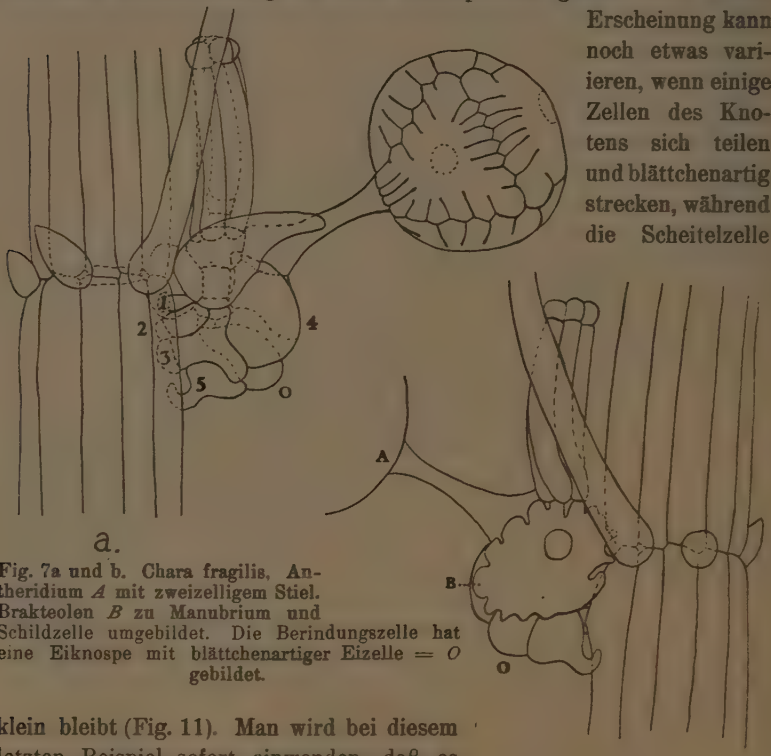


Fig. 7a und b. Chara fragilis. Antheridium *A* mit zweizelligem Stiel. Brakteolen *B* zu Manubrium und Schildzelle umgebildet. Die Berindungszelle hat eine Eiknospe mit blättchenartiger Eizelle = *O* gebildet.

klein bleibt (Fig. 11). Man wird bei diesem letzten Beispiel sofort einwenden, daß es sich hier um keinen Ersatz des Antheridiums durch ein vegetatives Gebilde handelt, sondern daß hier ein vegetativer Auswuchs, eine rein vegetative Verzweigung, ähnlich der der Blätter am Sproß vorliegt. Ich kann in diesem Falle dieser Ansicht nicht beipflichten, denn erstens stehen diese Blattknoten an Blättern, wo darüber und darunter Knoten mit durchwachsenen Eiknospen und Antheridien mit allen möglichen Umbildungen zu finden sind. Es ist daher nicht recht verständlich, warum plötzlich inmitten von Blattknoten einer sein soll, der

gar nichts Derartiges aufweist. zweitens findet sich an diesen vegetativen Auswüchsen gerade sehr oft die für die Antheridien so charakteristische Vierzahl. Diese vegetativen Bildungen können auch noch auf andere Weise entstehen. Fig. 6 zeigt Chara intermedia aus einer verdunkelten Kultur. Hier hat die Scheitelzelle nach Bildung zweier Stielzellen eine Segmentzelle nach unten abgegeben, die zwei teilungsfähige Zellen gebildet hat. Die untere, die eigentlich einer Internodialzelle entspricht, hat sich gleichsam ihrer Herkunft von einem Antheridium noch erinnert und teilt sich durch zwei aufeinander senkrecht stehende Wände in vier Zellen, die allerdings auf diesem Stadium stehenbleiben. Die obere Zelle dagegen bildet einen Knoten mit sechs peripheren Zellen, von denen einer gleich der terminalen sich blättchenartig streckt. Schon hier ist angedeutet, daß

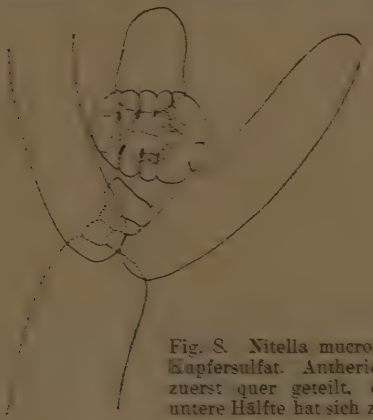


Fig. 8. Nitella mucronata. Kupfersulfat. Antheridium zuerst quer geteilt, diese untere Hälfte hat sich zweigeteilt und bildet spermatogene Fäden.

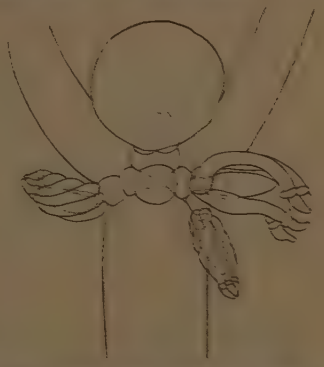


Fig. 9. Nitella mucronata. Strychnin. Antheridiumstielzelle längs gespalten. Eine periphere Zelle am Knoten trägt zwei Eiknospen.

die Teilungen, wie sie in einem vollständigen Antheridium stattfinden, auch in einzelnen Zellen, die antheridialen Charakter haben, vor sich gehen können. Es ist dazu durchaus nicht der Gesamtverband der acht kongenital verwachsenen Gametangienäste notwendig.

Das Antheridium kann auch auf einem jungen Stadium stehen bleiben. Die Eigenart der Antheridiumzelle kommt aber trotz der vegetativen Ausbildung oft zum Durchbruch. Einzelne terminale Zellen von Chara foetida (Dunkelkultur) sind dann oft ganz allein auffallend rot gefärbt und zeigen bereits den Beginn einer Membranfaltenbildung. Fig. 5 stellt Blätter einer Strychninkultur von Chara contraria dar, wobei statt des Antheridiums ein Knoten gebildet wurde, der nach oben eine Eiknospe und nach den übrigen Seiten ein- oder zweizellige

Blättchen trägt und terminal mit einem Blättchen oder Antheridium abschließt.

Ähnliche Bildungen ergab die Kultur abgeschnittener Blätter von Chara foetida auf Agar (Fig. 3). Auch hier wird ein Knoten gebildet, der nach den Seiten zu Blättchenzellen abgliedert. Natürlich kann der männliche Ast auch rein vegetativ unter Knotenbildung durchwachsen. Ganz interessante Fälle zeigten einige verdunkelte Kulturen von Chara foetida. Beim Blättchen von Fig. 2 bildet der Knoten nach oben zu eine normale Eiknospe. Das Antheridium aber ist ersetzt durch ein

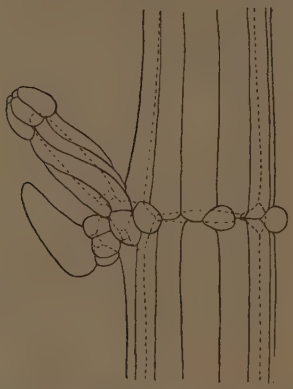


Fig. 10. Chara foetida. Verdunkelt. Antheridium ersetzt durch einen vegetativen Knoten mit fünf peripheren Zellen und einem terminalen Blättchen.

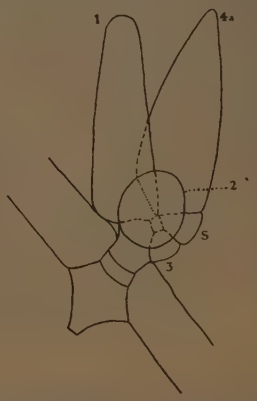


Fig. 11. Chara intermedia. Verdunkelt. Eiknospe nicht gebildet. Antheridiumast mit Knoten, der vier periphere Zellen gebildet hat, wovon sich eine nicht sichtbare geteilt hat. Scheitelzelle = *S* zur Seite gedrückt.

Internodium, das mit vom oberen und unteren Knoten gebildeten Rindenzellen bedeckt ist. Am oberen Knoten stehen nun terminal ein Antheridium und seitlich der Blattachse zugewendet eine Eiknospe. Wir finden hier an diesem oberen Knoten des männlichen Astes die gleichen Stellungsverhältnisse wie am Knoten, der normalerweise die Gametangien trägt. Es ist hier offenbar nur ein berindetes Internodium dazwischen geschaltet worden und der Knoten etwas nach außen gerückt. Denn wenn man die verschiedenen Durchwachsungen am weiblichen Ast und auch die Antheridien tragenden Knoten betrachtet, so fällt sofort auf, daß fast immer auf der abaxialen Blattseite Eiknospen, Antheridien und Seitensprosse, dagegen auf der adaxialen Seite nur einfache Blättchen stehen. Die abaxiale Seite wäre also die geförderte. Trotzdem ist aber gerade hier das Antheridium auch sehr häufig

terminal als Abschluß zu treffen und nimmt so die gleiche Stellung wie bei Nitella und beim normalen Charablatt ein.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei Fig. 13, obwohl sie auf den ersten Blick ganz dem vorhergehenden Beispiel gleicht. Die nur von einem Knoten I ausgehende Rinde weist darauf hin, daß wir es hier mit einer Blattbasis zu tun haben. Dieses Blatt zweiter Ordnung besteht aus zwei fertilen Knoten I und II und zwei Internodien. Der untere Knoten ist auf der adaxialen Seite gefördert und hat hier nach außen eine u-Zelle mit darauffolgenden Knoten mit Antheridium und Eiknospe gebildet. Dieser untere Knoten des männlichen Astes verhält

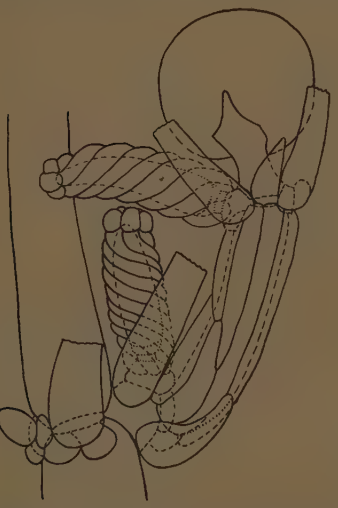


Fig. 12. Blatt von Chara foetida. Verdunkelt. Der männl. Ast hat ein berindetes Internodium und einen Knoten gebildet, der terminal ein Antheridium und adaxial eine Eiknospe trägt.

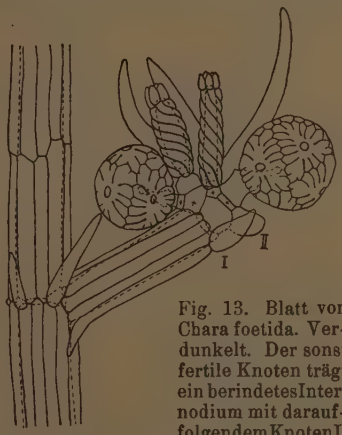


Fig. 13. Blatt von Chara foetida. Verdunkelt. Der sonst fertile Knoten trägt ein berindetes Internodium mit darauffolgendem Knoten I. Dieser verhält sich wie ein Blattknoten. Der obere Knoten II scheint dem unteren gleichwertig zu sein. Entspricht einem Gametangien tragenden Knoten seitlich am Blatt. Der fertile Knoten scheint hier durch Einschaltung eines Blattstückes mit zwei Knoten und Internodien ganz an die Spitze verschoben zu sein. + Blättchen abpräpariert.

sich, was seine Stellung betrifft, zur eigentlichen Blattachse I. Ordnung wie ein Blattknoten zur Achse des Hauptsprosses. Der obere Knoten II ist jedoch aus seiner Blattrolle gefallen. Er trägt an der adaxialen Seite ohne Knotendazwischenschaltung eine Eiknospe und ebenso auch terminal ein Antheridium. Der vom Knoten I nach der adaxialen Seite zu gebildete Knoten ist dem Knoten II ganz gleichwertig und die beiden seitlich und über dem Knoten stehenden Internodien sind u-Zellen. Daher kommt es auch, daß die zwei Eiknospen ganz neben-

einander stehen. Es sieht aber auch hier scheinbar aus, als wäre der Knoten, der am Blatt I. Ordnung Antheridium und Eiknospe tragen würde, durch Einschaltung von Internodien und fertilen Knoten nach außen zu verschoben worden. Ein Zwischenstadium stellt ein Fall dar, wo am Blatt keine Eiknospe und am ersten Knoten aber kein Antheridium gebildet wurde. Auch hier scheint der Knoten samt den beiden Gametangien verschoben.

2. Weitere Umbildung von Antheridien.

Das Antheridium der Characeen besteht nach Goebels Auffassung aus acht Ästen, die zu einem festen Verband verwachsen ein abgeschlossenes Ganzes bilden. In jugendlichem Zustand schließen die Mutterzellen dieser Äste noch viel fester zusammen, es hat aber bereits jede die Fähigkeit in sich, einen einzelnen Ast zu bilden. Tritt nun plötzlich irgendeine Störung ein, so könnte theoretisch eine Umstimmung der einzelnen Äste zu mehr vegetativer oder weiblicher Tendenz stattfinden. Es hat aber Goebel 1918 schon bemerkt, daß nach der Quadrantenbildung der Antheridiummutterzelle, das wäre also nach Bildung zweier Längswände in der Regel keine Umbildung der einzelnen Zellen, sondern nur noch Verkümmerung möglich ist. Goebels Abbildung 10 I und 11 ist dafür ein Beispiel. Hier haben sich zwei der Quadranten gesondert weiter entwickelt. Bei meinen Untersuchungen traten nun auch Fälle auf, die sich anders entwickelt haben. Ein gemeinsames haben die meisten von ihnen und es trifft auch auf die bereits beschriebenen vegetativen teilweise zu: die Störung ist hier nicht sehr groß, es kommt fast immer wieder zur Bildung von Antheridien oder mindestens einzelner Antheridienzellen. Es mag vielleicht auch der Grund darin zu suchen sein, daß die zur Antheridienbildung nötigen Stoffe oder die spezifisch männlichen Hormone in viel größerem Maße zur Verfügung stehen oder widerstandsfähiger gegen Störungen sind als die weiblichen. Denn auch nach meinen Beobachtungen wird öfter der weibliche Ast rein vegetativ oder vegetativ männlich als der männliche vegetativ oder vegetativ weiblich. In einigen Fällen konnte ich beobachten, daß ein Oktant sich anders ausbildete als die übrigen sieben. Er erhob sich über die Oberfläche und bildete ein neues fertiles Antheridium. Die restlichen sieben Zellen teilen sich oft in den dadurch freigewordenen Platz. Bei einer verdunkelten Kultur von Chara fragilis (Fig. 14) hat in einem oberen Oktanten die Dreiteilung stattgefunden. Die Köpfchenzelle entwickelte sich nicht weiter, daß Manubrium streckt sich noch viel stärker als sonst und wird zur

Antheridiumstielzelle. Sie hebt die Schildzelle über die Kugeloberfläche. An jüngeren Stadien ist dieser Vorgang ganz gut zu beobachten. Die Schildzelle selbst wird zur neuen Antheridiummutterzelle und entwickelt sich in ganz normaler Weise zu einem neuen Antheridium. Bei Nitella mucronata kann sich das Antheridium auch anders ausbilden, indem die untere Hälfte nur aus zwei „Oktanten", die obere nur aus einer Spitzenszelle besteht (Fig. 8), oder, wie in einem anderen Fall, nur ein oberes Viertel vom achtzelligen Antheridium weiter ausgebildet wird. Seltener wie beispielsweise bei einer Chara foetida (Strychninkultur) entwickelt sich das zweite Antheridium aus einem der basalen Oktanten. Bei den wenig vorliegenden Fällen konnte ich aber auf keinem Schnitt eine zu der neuen Stielzelle gehörige Köpfchenzelle entdecken, so daß ich annehmen muß, daß hier eine Dreiteilung des Oktanten nicht stattgefunden hat. Bei Verdunkelungskulturen von Chara fragilis war nun auch die Beobachtung zu machen, daß auf ganz jungem Stadium die einzellige Antheridiummutterzelle nochmals eine Zelle nach unten abgliedert. Sie teilt sich, wenn auch nicht ganz gleichzeitig, mit der oberen zweimal längs (Fig. 15). Eine Querteilung findet unten nicht statt und das ganze, etwas langgestreckte Antheridium besteht dann aus zwölf „Oktanten". Fig. 15 stellt ein Stadium dar, bei dem die Teilungen bereits vollzogen sind. Man sieht hier, daß die unteren vier Oktanten doch nicht ganz zum Antheridium gehören, sondern etwas abnorm geartet sind. Denn bei keinem der beiden im optischen Querschnitt sichtbaren Oktanten hat sich die durch perikline Teilung zustandekommende dritte Wand regelmäßig gebildet. Vielmehr hat es den Anschein, als wäre hier diese nicht periklin verlaufende dritte Wand nicht, wie es Walther für Nitella gezeigt hat, von der äußersten Zelle gebildet

Fig. 14. Chara fragilis. Verdunkelt. Statt der Eiknospe steht ein Antheridium, dessen einer oberer Oktant zu einem neuen Antheridium ausgewachsen ist. Brakteolen und Blättchen abpräpariert.

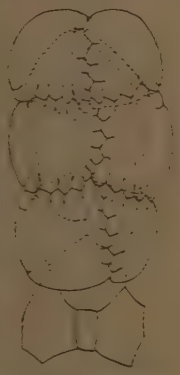


Fig. 15. Chara fragilis. Nikotin. Antheridium mit 12 Oktanten an einem dreimal durchwachsenen weibl. Ast.

werden, sondern von der unteren. Fig. 16 zeigt das fertige Antheridium mit ganz normalen spermatogenen Platten. Lediglich eine Stielzelle der unteren Reihe ist vielleicht durch den Druck der heranwachsenden Nachbarn etwas schmal geraten. Wie schon angedeutet, sind die mit Antheridien, an welchen im fertigen Zustand einzelne Teile ganz normal resorbiert gekommen

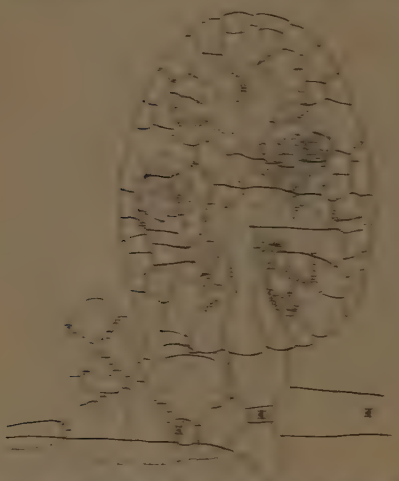


Fig. 16 Chara fragilis. Vertikale Antheridien mit 10 angelegten „Primären". E = Endzelle. I = Kappe.

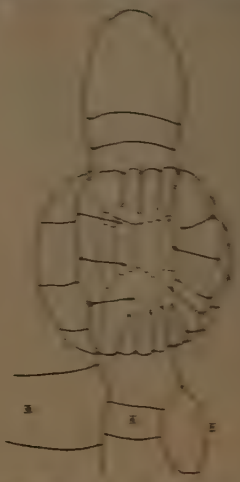
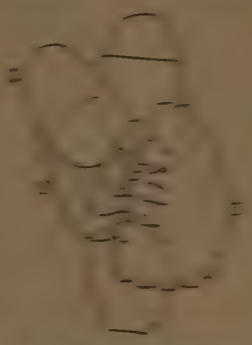


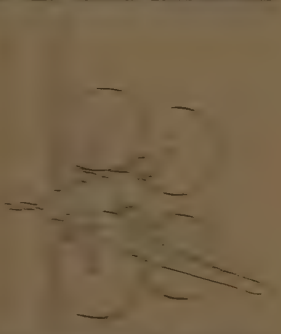
Fig. 17 Chara contraria. Segment. Bezeichnungen = E normal reifes Antheridienhälfte mit vier Primären, deren Hälfte bereits ausgewachsen. E = Endzelle.

stimmen. Die Teilungsfolge war aber hier etwas anders. All diese Antheridien sind auf ganz jungen einzelligen Stadien gestört worden. Sie teilen sich nicht lang, sondern meist quer. Die Querwand erfolgt gewissermaßen nicht als erster, sondern als erster Teilungsschritt und wird somit vorweggenommen. Der untere Teil verhält sich dann wie eine untere Antheridienhälfte, indem sie sich mehrfach zweimal längsteilt, die obere dagegen wie eine Stielzelle, indem sie nach oben Zellen abgliedert. Diese Anordnung von Antheridien zeigen Chara rudis aus einer Kupferschlackenkultur und Chara fragilis aus einer verunkrauteten Kultur, beide aber zweifellig und Chara contraria aus einer Sporenkultur mit einer dreizelligen Spitze Fig. 17. Bei Nitella mucronata kann sich das Antheridium auch anders ausbilden, indem sie untere Hälfte aus zwei „Primären" die obere nur aus einer Spermazelle besteht (Kupferschlacke Fig. 9 oder auch 1 P in einem anderen Fall nur ein oberes Viertel im ausgebildeten Antheridium weiter ausgebildet wird (Scherben).

...



...



...

zu sehen. Auch wenn das Antheridium die Eizelle, das Oogon vertritt (Fig. 21), braucht keine Zwischenzelle aufzutreten.

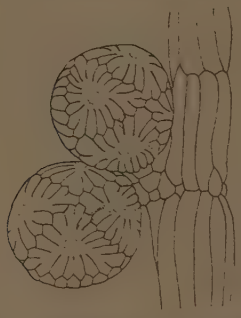


Fig. 20. Blattknoten von Chara foetida. Eiknospe ersetzt durch ein normales Antheridium, vor deren Stielzelle noch eine kleine vegetative Zelle eingeschaltet ist.

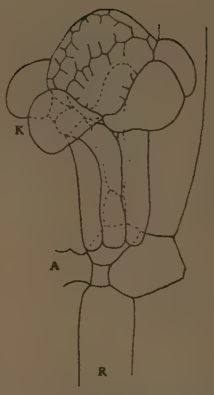


Fig. 21. Chara fragilis. Eizelle durch Antheridium ersetzt. Die Hüllschläuche liegen ihm eng an. A = Antheridiumstiel, K = Krönchenzellen, R = Rindenzellen.

4. Das Nitellaantheridium.

Es ist ganz wie bei Chara gebaut, vielleicht entsprechend dem ganzen Aussehen von Nitella etwas hyaliner, durchsichtiger, auch die Rotfärbung tritt, wenigstens bei Nitella gracilis und mucronata, erst kurz vor der Reife ein. Womit die Rotfärbung zusammenhängt, ist nicht recht ersichtlich. Hier tritt sie erst spät ein, dagegen sind bei Chara aspera gerade die jungen vegetativen Knospen ganz rot gefärbt und auch die Hüllschläuche, besonders die Krönchen, sind bei vielen Charen ganz rot. Hingegen unterbleibt die Rotfärbung bei totaler Verdunkelung meist vollständig. Trotz des gleichen Baues verhält sich das Nitella-Antheridium ganz anders als das Charaantheridium. Hier treten nur selten Durchwachsungen auf, und charakteristisch für Nitella mucronata und gracilis ist die Veränderung der Schildzellen. Sie strecken sich, sehen wie aufgeblasen aus (Fig. 1) und geben dem ganzen Antheridium ein sehr eigenartiges Aussehen. Dabei entwickeln sich innen ganz normal spermatogene Fäden, die in einem Fall schon auf ganz jungem Stadium zwischen den Oktanten durch an die Oberfläche wachsen können (Fig. 22). Das Präparat stellt durchaus kein Quetschpräparat dar, sondern die Außenwände der Schildzellen sind hier nicht ganz straff gespannt und sehen etwas verbeult aus. Solche Bildungen konnte ich mehrere Male beobachten. Diese aufgeblasenen Schildzellen bei Nitella stellen durchaus nichts Neues dar; wenn wir Nordstedts

Australasian Characeae 1891 durchsehen, so finden wir eine Nitella tumida, deren Blattendsegmente sehr stark aufgeblasen sind. Die Nitellazelle scheint also diese Fähigkeit latent zu besitzen. Bei einigen Kupfersulfatkulturen war nun eine weitergehende Ausbildung der Schildzellen anzutreffen. Es traten hier Teilungen auf, und zwar zunächst perikline. Die Scheitelzelle kann sich sogar noch längsteilen (unterer Okant 3 in Fig. 23). Derartige Antheridien sehen zwar recht hinfällig und unnatürlich aus, sie produzieren aber ganz schöne spermatogene Fäden, die ebenfalls auf dem normalen Weg des Auseinanderweichens der Schildzellen und ihrer Weiterbildungen ins freie Wasser gelangen. Ob ihre Spermatozoiden auch wirklich die Eiknospen befruchten können, wurde nicht näher untersucht. Bei diesen eigenartigen Bildungen erhebt sich nun die Frage, wie sie wohl zu deuten sind. Die große Streckung und Vergrößerung der Schildzellen spricht dafür, daß wir es hier mit einem Internodium zu tun haben. Es entspricht das ganz der Ansicht Walthers, der die innerste der drei Zellen als Scheitelzelle bezeichnet, von der sich dann nach außen eine Segmentzelle abgliedert. Demgegenüber müßte man bei dem Präparat von Fig. 23 annehmen, daß sich das für sich teilungsunfähige Internodium, die Schildzelle doch nochmals geteilt hat. Indes gelangt man zu einer viel plausibleren Deutung, wenn man Goebels Ansicht (1930) über das Antheridium hier anwendet. Danach wäre die Scheitelzelle nicht innen, sondern außen am Antheridium in der Schildzelle zu suchen, gerade in der Zelle also, die im beschriebenen Fall noch Zellen abgliedert. Nach dieser Ansicht hätte man also in einem Oktanten einen Kurztrieb mit beschränkter Wachstumsfähigkeit vor sich, dessen Scheitelzelle außen die Schildzelle darstellt. Die teilungsfähige innerste Zelle ist dann die

Fig. 22. Nitella mucronata. Antheridium; ein spermatogener Faden hat die Schildzelle beiseite geschoben und wächst nach außen.

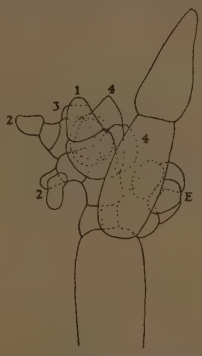


Fig. 23. Nitella mucronata. Antheridium. Schildzelle des unteren Oktanten hat sich quer und die äußerste entstandene Zelle längs geteilt. Die Schildzelle des oberen Oktanten 2 zweimal quer geteilt. Schildzelle 4 unten hat sich nochmals periklin geteilt.

[illegible] der Namen Index-Zeichen. Trotzdem man endlich [illegible] auch die einzige weitere Zeile gut eine [illegible] finden, [illegible] es die Namen mit zwei [illegible] [illegible] mehr weitere [illegible] Zeile erreicht. Um [illegible] diese weitere Zeile zu [illegible] zu können, wurde [illegible] über [illegible] z. B. im [illegible] Fig. 10 [illegible] auf der Karte, [illegible] es die [illegible] [illegible] [illegible]

zidium. In Fig. 25 haben sich zwei Brakteen und eine Bractealzelle hinzugesellt und zusammen sechs Oosporen gebildet.

In beiden Fällen wurden hier fertile Oosporen gebildet. Dagegen häufig findet man aber auch in Bildung von sterilen Zellen. Fig. 7 c stellt ein Zwischenstadium dar, in dem hier bei einer Brakteole zur Zweiteilung angesetzt ist. Einen dünnen Mantel um sich wie ein Stern eine Schildzelle auf. Die Schildzellen können auch einzeln auftreten, so in Fig. 26, wo zwischen den Knoten entsprungen sind. Fig 14, wo sie sich an Stelle von Hüllschläuchen oder Blättchen stehen. In Fig. 27 ist Brakteole und Bractealzelle zur Schildzelle geworden.

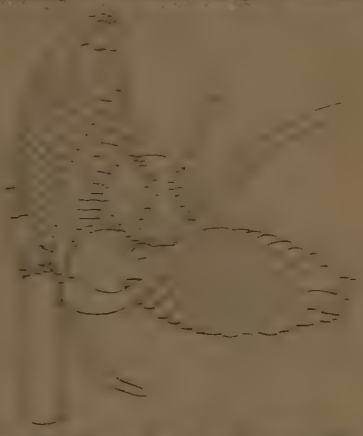


Fig. 26. Nitella hyalina. Nitella. Das Antheridium hat einen Kranz gebildet, der zwei dicke Blättchen, zwei schildförmige Zellen, eine Eiknospe und darunter ein Antheridium trägt.

b) Die Eiknospe.

Verbildungen im weiblichen Ast sind, wie ich in der Einleitung bemerkte, schon seit sehr langer Zeit bekannt. Sie sind meist vegetativer Natur in Gestalt von Verkrümmungen und Durchwachsungen, die dann mit dem Auftreten von Antheridien und Eiknospen verbunden sind. Es folgen dabei meist mehrere Knoten und Internodien aufeinander. Einen typischen Fall davon zeigt Fig. 28. Zunächst einige Fälle, die den vegetativen Teil der Eiknospe, den Stiel und die Hüllschläuche betreffen. Den Anfang einer Umbildung zeigt Fig. 29. In der Regel sind die Eiknospe durch ein Internodium mit ganz kurzer Basis dem Knoten auf, in diesem Falle, wo eigentlich sonst nie zu finden ist, hat sich das Internodium gestreckt. Diese Erscheinung tritt wohl nur deswegen so selten auf, weil die Eizellen möglichst nahe der

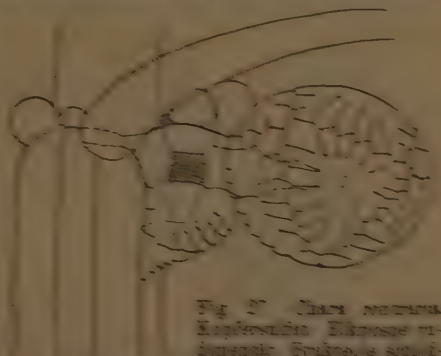


Fig. 27. Nitella syncarpa. Kapselreife Eiknospe mit einer fertilen Brakteole schildzellenartig. Brakteolen und Hüllschläuche zu zweizellig mit Membranfalten.

Narsenhöhle, wie sie die meisten Arten besitzen, darstellen. Sie müssen es z. B. bei der Eizelle ziemlich [illegible] im Verhältnis [illegible]

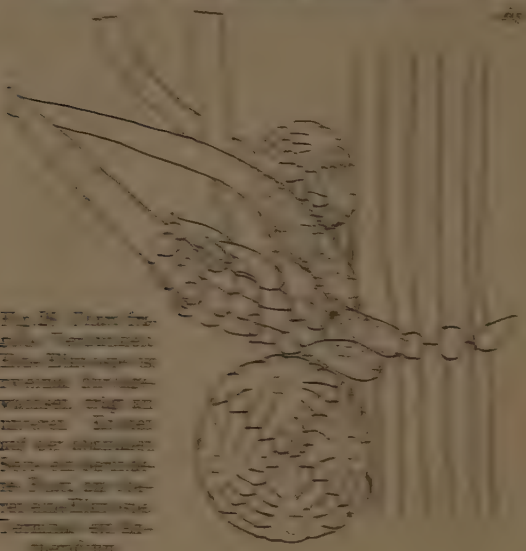


Fig. 18. Ovar [illegible] Eizelle. Die Eizelle ist [illegible] Eihüllen, zeigt an [illegible] Ende auf der [illegible] Seite ein [illegible] Ende, an [illegible] ein Eizellen [illegible] Eihüllen.

Dieser wie ein Eihüllenschlauch in einer Eizelle [illegible] kann man sich diese Förderung auch in einer Verlängerung zeigen. Der Eihüllenschlauch ist ja eigentlich derjenige Teil der Eizelle, der sich am meisten verlängert, man [illegible] mechanischer Verbindung mit einer Ausweitung des Eihüllens ein, wie wir es bei Nebalia finden, wenn auch in vorliegendem Beispiele die untere Zelle etwas länger ist und kein Eihüllen aufweist Fig. 2). Die Vakuolisierung [illegible] der Eizelle ist so eng mit [illegible] der Verlängerung der Eihüllschläuche einer Seite und der dann verminderten Krümmung dieser Krümmung auch [illegible] Bei anderen Stücken [illegible] sich unter der Eihüllenzelle ein Eizellen, der ein-

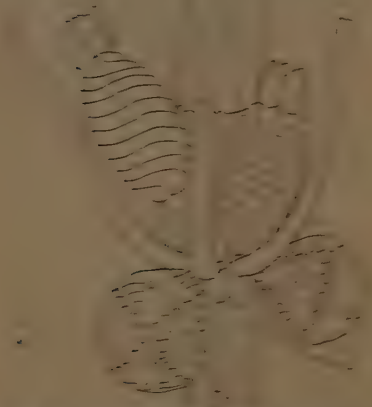


Fig. 19. Ovar [illegible] Eizelle. Die [illegible] Zellen der Eizelle sind [illegible] Der Teil einer Eizelle ist [illegible] verlängert.

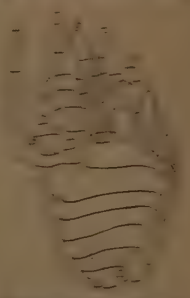


Fig. 20. Ovar [illegible] Eizelle. Die Eizelle [illegible] einen Kern [illegible] [illegible] [illegible]

weder einzelne Ze[illegible]vorrufen. Die Stö[illegible]wieder neue kleine Hüllschläuche bilden kann (Fig. 30). [illegible]erminale Zelle wird dabei auch zum Hüllschlauch, ein Fall, der [illegible]gens schon beim Auftreten von freien Hüllschläuchen zu beobachten ist.

Eine bekannte Erscheinung ist das Auftreten eines Blattes an Stelle einer Eiknospe, so daß wir eigentlich ein Blatt am Blatt vor uns haben. Dieser Vorgang kann sich sogar nochmals wiederholen und wir haben dann Blätter I., II. und III. Ordnung. Wesentlich komplizierter wird die Sache, wenn statt der Eiknospe ein fertiler Langsproß und an Stelle zweier Hüllschläuche Blätter erscheinen. Einen Höhepunkt in dieser Reihe stellt der Fall dar, wie ihn Fig. 31 zeigt. Das Internodium der Eiknospe hat sich ziemlich gestreckt. Das Oogon selbst ist durch einen großen Langsproß ersetzt und an Stelle der fünf Hüllschläuche stehen wiederum vier Blätter und ein Langsproß.

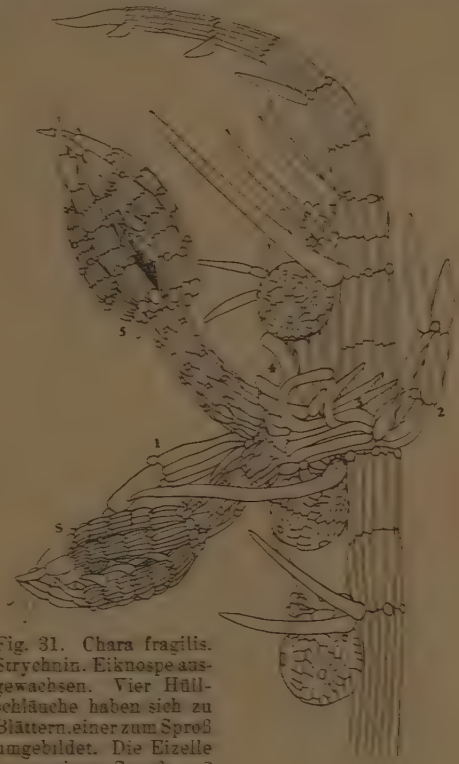


Fig. 31. Chara fragilis. Strychnin. Eiknospe ausgewachsen. Vier Hüllschläuche haben sich zu Blättern, einer zum Sproß umgebildet. Die Eizelle ist zu einem Sproß = *S* ausgewachsen.

Die Veränderungen, die ich an den Eiknospen von Nitella gefunden habe, sind demgegenüber sehr einfacher Natur. Meist stehen die Hüllschläuche frei ab (Fig. 9), und tritt eine Vermehrung der Eiknospenzahl nicht aber der Antheridien an einem Knoten ein, ein Verhalten, das wir bei anderen Nitellen oft normalerweise finden und das hier offenbar latent auch vorhanden ist und sich so steigern kann, daß aus einer der peripheren Zellen am Knoten sogar zwei Eiknospen hervorgehen können (Fig. 9). Im übrigen zeigt sich auch bei Nitella wieder, daß die Wendezellen nur reduziert und eigentlich der Eizelle gleichwertig sind, indem sie sich ebenso strecken können wie diese und ihr dann ganz ähnlich sind (Fig 32).

Fig. 6. [illegible] Blatt. Blatt. [illegible] Verlauf [illegible] [illegible] [illegible]

[illegible] werden. Die [illegible] eine kurze Übersicht über die Entwicklung.

Wie die vorliegenden [illegible] Untersuchungen über die Morphologie der Mineralien zeigen, ist das Laboratorium in [illegible] Beziehungen gar nicht so weit von der Natur entfernt, wenn auch manchmal etwas schwerer als die Übertragung. Die Abmessungen der Körnchen sind nur sehr gering. Das Laboratorium kann ungeheure Mengen von Lösungen liefern, so daß wir eine Lösung stehen lassen können, bis sie [illegible] ausgeschieden hat. Es ist [illegible] besonders wünschenswert, daß wir unsere Lösungen selbst wie Quellen fließen und normale übersättigte Lösungen können. Eine Erscheinung, die um so verwunderlicher ist, als die Bildung der mineralischen Organe mit schwacher von den übrigen Lösungen der Natur sehr verschiedenen Lösungen, die Kalkquellen besonders ist, und wir in diesen vorzugsweise Natur-Lösungen zu haben glauben. Von diesen Versuchen ist insbesondere Dreyers Angabe, die Zusammensetzung seiner Versuchslösung sehr gut nach vier Jahre, noch von verdünnter Lösung von der Luft zu halten, sehr gute Resultate [illegible] verwertet worden.

Auch die Bedingungsverhältnisse der Lösungen können sehr verschieden sein. Manchmal ist nicht eine Bewegung der umgebenden Lösung, wie sie z. B. an normalen Tiere zu finden ist, unerläßlich.

So bei Lösungen, wenn es gelingt die gelösten Substanzen besonders, wie sie Tiere selbst besitzen, wie Eiweiß oder Lösungen oder Lösungen nicht zu schnellen [illegible] zu [illegible] Spannung. Dann mag sich der spezielle Teil der Lösungen der Kolloidchemie besonders eng. Die schon [illegible] ausgesprochene Meinung, als wäre Zusammenballen der Kolloidteilchen [illegible] Bildung einer Lösung, die [illegible] nach Ausscheidung [illegible] entsteht, also primär nicht in die Bildung von Kristallen gewandert, ist wohl kaum berechtigt, wenn man die Anschauungen von [illegible] und von Gaubert [illegible] von der [illegible] Lösungen betrachtet. Die Kolloidteilchen [illegible] zu [illegible] wenn sie eine Lösung, a selbst noch, wenn [illegible] Kolloidchemie [illegible] Kopf gewachsen ist [illegible]. Es sei, sagt [illegible] als [illegible] die Lösung in einem Schale um die Bildung der Sternmassen der Kolloidteilchen noch möglich sowohl wenn man [illegible] Lösung [illegible] Verband auch aber sie ausschließen. Die eigentlichen Lösungen [illegible] Lösung, wie sie [illegible] in Fig. [illegible] und [illegible] noch andere Lösungen, wenn auf eine Bewegung [illegible] müssen

natürlich aber erst bewiesen wei Andere Verit können sich, wie schon bemerkt, die Hüllschläuche auch im Vie Eizelle weiter entwickeln, wenn diese zerstört wurde. Tritt an die Stelle der Eiknospe ein vegetativer Sproß, so fällt äußerst oft die auch noch an den rein vegetativen Knoten beibehaltene Fünfzahl in die Augen. Diese Erinnerung an die eigentliche Bestimmung wirkt offenbar ebenso wie am männlichen Ast die Vierzahl noch sehr lange nach.

Betrachtet man außer den Umbildungen des männlichen und weiblichen Astes die Veränderungen in den vegetativen Zellen, den Brakteolen, Rindenzellen und Stipularzellen, so muß man mit Goebel zu dem Schluß kommen, daß die Scheidung in Blatt und Sproß, in Brakteolen und Stipulae, in Knoten und Internodien erstens gar nicht immer so streng durchgeführt ist, daß zweitens die Herübernahme der Nomenclatur der höheren Pflanzen ganz falsche Vorstellungen weckt. Die einzelnen Zellkategorien gehen vielmehr sehr ineinander über und wenn wir auch praktisch noch von der Erreichung des Zieles in manchem weit entfernt sind, so kann man doch sagen, daß eine teilungsfähige Zelle, ein Knoten, bei den Characeen die Fähigkeit hat alle „Organe" zu bilden und wir durch Einwirkung auf diese Zellen solche Bildungen hervorrufen können. In dieser Eigenschaft der Characeenzelle kommt auch die Zugehörigkeit zu den im Vergleich mit den höherstehenden Pflanzen weniger differenzierten Algen zum Ausdruck.

Zusammenfassung.

1. Eine Beeinflussung der Characeen, die sich in Mißbildungen der Gametangien äußert, ist bei allen untersuchten Arten und Formen, sowie bei Nitella möglich, jedoch ist die Beeinflußbarkeit bei den einzelnen Arten und Formen eine verschieden starke. Nicht berindete sind empfindlicher als dickberindete.

Es gibt wohl bei den Arten gewisse Rassen, die besonders stark reagieren, solche, die auf die Dauer die Mißbildungen beibehalten, konnten aber nicht gefunden werden. Danach wären die erzielten Mißbildungen nicht erblich, was belegt wird, erstens durch ihr Verschwinden bei länger dauernder Kultivierung anormaler Pflanzen, zweitens durch normale Pflanzen, die aus der Aussaat von Sporen anormaler Pflanzen hervorgingen.

Mißbildungen kommen auch in der Natur verhältnismäßig häufig vor.

2. Die Mißbildungen traten nur auf, wenn Störungen eingetreten sind, die auf das Protoplasma einwirken, sie lassen sich also auch auf

künstliche Weise hervorrufen. Die Störungen können ganz verschiedener Natur sein.

a) chemischer in Form von Giftlösungen, in welche die abgeschnittenen Sprosse gelegt werden, z. B. Kupfersulfat, Sublimat, Strychnin, Nikotin, Koffein, Saponin und Schilddrüsensubstanz. Keine sicheren Erfolge konnten mit Thymol, Harnstoff, Oxalsäure und Kaliumpermanganat erzielt werden;

b) physikalischer. Lichtverminderung ist am wirksamsten von allen Störungsmitteln. Bei totaler Verdunkelung durch Einbetten in Schlamm traten keine Umbildungen auf. Totale Verdunkelung der Sproßspitzen veranlaßt Wachstumshemmung, Bildung von Rhizoiden und nacktfüßigen Zweigen.

Bei Lichtverminderung an den Sproßspitzen traten vereinzelte vegetative Umbildungen von Gametangien auf.

Plötzliche starke Beleuchtung durch eine fünfhundertkerzige Lampe wirkt nicht störend, sondern wachstumsfördernd.

Bestrahlung durch ultraviolette und Röntgenstrahlen hatten keinen Erfolg, vielleicht wegen zu kurzer Bestrahlungsdauer. Temperaturwechsel zeigt keinerlei störende Wirkung. Zentrifugieren und Klinostatieren von Sprossen und Sporen bewirkten keine Umbildungen.

c) mechanischer. Die Verletzung der Zellmembranen der Hüllschläuche hat Weiterteilung des Krönchens zur Folge. Die Brakteolen verzweigen sich bei Verletzung dichotom.

d) Bei Kultur abgeschnittener junger Blätter auf Agar zeigten sich in Einzelfällen an dem Knoten vegetative Bildungen.

3. Keines der angeführten Störungsmittel hat eine spezifische Wirkung. Die entstehenden Mißbildungen sind überall die gleichen.

Eine allmähliche Steigerung der Giftkonzentration oder ganz langsame Lichtverminderung hat keine Mißbildungen zur Folge.

Bei längerer Einwirkung schwacher Giftlösungen nehmen die Mißbildungen ab, da gewissermaßen eine Gewöhnung eintritt.

4. Die Art der Auswirkung der Störungen kann verschieden sein und zeigt sich sowohl an den Gametangien als auch an den vegetativen Zellen.

a) Das Antheridium wurde bisher als sehr wenig beeinflußbar bezeichnet; es kann aber sowohl durch rein vegetative Blättchen mit oder ohne Knoten ersetzt werden, wobei die Vierzahl oft erhalten bleibt als auch bei einzelnen Zellen die drei ersten Teilungen der Antheridiummutterzelle zeigen. Die einzelnen Zellen, z. B.

Quadranten, können gehemmt bleiben, können sich vegetativ teilen, können sich normal teilweise weiter entwickeln und können auch zur Mutterzelle eines neuen Antheridiums werden.

Auch die Quadranten können sich wie Oktanten teilen.

Das Antheridium bevorzugt eine terminale Stellung, ähnlich wie es bei Nitella normal vorkommt.

Das Nitellaantheridium verhält sich etwas anders, indem hier eine Streckung oder Weiterbildung der Schildzellen stattfindet.

b) Die Eiknospe. Hier treten meist Durchwachsungen mit neuen Knoten auf, die die Gestalt von Blättern und Sprossen haben können, so daß Blätter II. und III. Ordnung auftreten. Der Blattknoten muß also nicht immer eine beschränkte Teilungsfähigkeit besitzen.

c) Andere Veränderungen. Auch vegetative Zellen, wie Brakteolen und Rindenzellen können zu Oktanten oder Schildzellen oder auch zu Eiknospen werden. Eine Rindenzelle kann auch zu einem Vorkeim werden.

Es kann also bei den Characeen aus teilungsfähigen Zellen, wenn sie auf jungem Stadium stehen, fast alles entstehen.

Die vorliegende Arbeit wurde im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität München ausgeführt.

Auch an dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. Karl v. Goebel für das stete Interesse, das er meiner Arbeit gewidmet hat, und die vielen anregenden Ratschläge meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Literatur.

Bessenich, K., Über Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem übrigen Pflanzenkörper bei Chara. Jahrb. f. wiss. Bot. 1923, Bd. 62, S. 214.

Bierberg, W., Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stofftransport. Flora, Bd. 99.

Bokorny, Vergleichende Studien über die Giftwirkungen verschiedener chemischer Substanzen bei den Algen und Infusorien. Arch. f. d. ges. Physiol. 1896.

— Toxilogische Notizen über Ortho- und Paraverbindungen. Arch. f. d. ges. Physiol. 1896.

Braun, Al., Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Charen. Mon. Ber. d. Ak. d. Wiss., Berlin 1852/53.

Celakowsky, L. J., Über die morphologische Bedeutung der sogen. Sporenknöspchen der Characeen. Flora 1878, Bd. 61.

Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. von Printz, Bd. 3.

Ernst, Alfred, Über Pseudohermaphroditismus und andere Mißbildungen der Oogonien bei Nitella syncarpa. Flora 1901, Bd. 88.

— Die Stipularblätter von Nitella hyalina. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich, 1904, Bd. 49.

— Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Hypothese zur exper. Abstammungs- und Vererbungslehre, 1918.

Goebel, K., Morphologische und biologische Bemerkungen 11. Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora 1902, Bd. 90.

— Zur Organographie der Characeen. Flora 1918, Bd. 110.

— Organographie I. 3. Aufl. 1928.

— Die Deutung der Characeenantheridien. Ein Versuch. Flora 1930.

Hassak, Über das Verhältnis der Pflanzen zu Bikarbonaten und über Kalkinkrustation. Untersuchungen aus dem Bot. Institut zu Tübingen, 1888, Bd. 2, Heft 3.

Karling, John S., A preliminary Account of the Influence of Light and Temperature an Growth and Reproduction in Chara fragilis. Bulletin Torrey Bot. Club 1924, No. 12.

— Variations in the mature antheridium of the Characeae. A descriptive study in morphogenesis. Bulletin Torrey Bot. Club 1927, Bd. 54.

— Nuclear and cell divisions in Nitella and Chara. Bulletin Torrey Bot. Club 1926, Bd. 53.

— Nuclear and cell divisions in the antheridial filaments of the Characeae. Bulletin Torrey Club 1928, Bd. 55.

Kuczewski, O., Morphologische und biologische Untersuchungen an Chara deliculata und bulbifera. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1906, Bd. 20.

— Morphologische und biologische Untersuchungen an Chara deliculata f. bulbifera. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 31.

Loew, Oscar, Ein natürliches System der Giftwirkungen. München 1893.

Losch, H., Über das Vorkommen eines 2. Hüllquirls an den Eiknospen von Chara foetida. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1912, Bd. 30.

Migula, Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorst's Kryptogamenflora, 1897, Bd. V.

Müller, A., Beitrag zur Kenntnis der Chara ceratophylla und crinita, 1907.

Nonweiler, I. Morphologische und physiologische Untersuchungen von Chara strigosa. 1908.

Nordstedt, O., Australasian Characeae. Lund 1891.

Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen. Bd. I, 1923.

Overton, E., Beitrag zur Histologie und Physiologie der Characeen. Bot. Zentralbl. 1890, Bd. 44.

Pascher, Süßwasserflora, Bd. 11. Bearbeitet von Migula.

Richter, J., Über Reaktionen der Charen auf äußere Einflüsse. Flora 1894, Bd. 78

Schmucker, Theo, Über Bildungsanomalien bei Chara. Planta, 1927, Bd. 4.

— Kurze Mitteilung. Nachtrag zu meiner Arbeit: Über Bildungsanomalien bei Chara. Planta 1928, Bd. 5.

Vouk, V., Zur Biologie der Charophyten. Atti. Congr. intern. limn. teor. ad appl. Rom 1929.

Walther, Ernst, Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an einigen Nitellen. Zürich 1929.

Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von K. Goebel.

Mit 4 Abbildungen im Text.

33. Barnadesia.

Von Herrn Prof. Dr. K. Troll erhielt der Münchener botanische Garten Früchte einer Komposite, die in den Anden Boliviens in Illabaya bei Sorata 3200 m Höhe gesammelt waren. Die daraus hervorgegangenen dornigen Sträucher blühten zum ersten Mal 1928. Sie wurden von Herrn Prof. Dr. Kupper als Barnadesia polyacantha Wedd. bestimmt.

Die Pflanze ist für botanische Gärten aus mehreren Gründen von Interesse — ganz abgesehen davon, daß die Blütenstände auch durch eine gewisse steife Grazie sich auszeichnen. Einmal weist sie einen der merkwürdigsten Fälle von Blütendimorphismus auf, und im Zusammenhang damit ist offenbar auch die Art der Bestäubung eine bei Kompositen nicht häufige. Weiter ist auch die Dornenbildung eine eigentümliche. Beides mag in seinem Zustandekommen im folgenden kurz geschildert sein[1]).

1. Blütenköpfe.

Die Hochblatthülle erreicht eine Länge von etwa 2.6 cm bei 0.5 cm Breite. Sie bildet eine steife Röhre, da der Blütenboden, aus welchem die Involukralblätter entspringen, höchstens 5 mm hoch ist. Die einzelnen Blätter decken sich in dichter Zusammenordnung. Die untersten sind etwa 6 mm, die oberen bis 26 mm lang, (bei 3 mm größter Breite).

Aus dieser Röhre ragen hervor die 13 behaarten Randblüten — (Fig. 1). Die in der Röhre verborgenen drei Honigblüten sind von außen nicht sichtbar.

Die Randblüten haben eine lange Blumenkronenröhre. Ihr aus dem Involukrum hervorragender Teil besteht aus der vierzipfligen flachen Blumenkrone, die sich ausbreitet, und einem fünften, fadenförmigen Zipfel.

1) Für die morphologische Fragestellung nicht in Betracht kommende Einzelheiten, wie die Behaarung der Blüten usw., werden nicht erwähnt werden.

welcher zwischen den aufgerichteten Staubblattzylindern sich befindet, oder in ihnen etwas nach außen hin abgebogen ist. Zuweilen teilt sich der eine der Randzipfel, so daß deren Zahl mehr als vier betragen kann.

Die Länge der Blütenstandsröhre wird noch erhöht durch den Staubblatt-Griffelzylinder, der sich über den ausgebreiteten flachen Teilen der Randblüten erhebt. Er hat eine Höhe von etwa $1^1/_2$ cm und trägt auf seiner Spitze den von dem Griffelende herausgeschobenen Pollen. Der über das Involukrum hinausragende Teil der Blumenkronenröhren mißt etwa 0,5 cm, die Involukralröhre 2 cm.

Die drei Honigblüten reichen mit ihren oberen Enden nicht ganz bis zur Hälfte des unteren Teiles der Randkronenröhre. An den Randblüten besonders auffallend ist das Vorhandensein des freien Zipfels (5 Fig. 2).

Fig. 1. Habitusbild eines aufgeblühten Köpfchens mit 13 Randblüten, deren den Griffel umgebende Staubblattzylinder steil aufgerichtet sind.

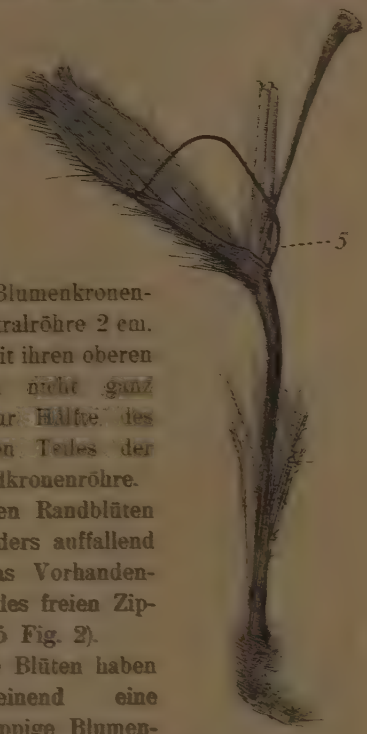


Fig. 2. Randblüte. Der Griffel hat (was nicht selten vorkommt) die Staubblattröhre seitlich durchbrochen. 5 freier Zipfel der Blumenkrone.

Die Blüten haben anscheinend eine zweilippige Blumenkrone nach 1 : 4, wie dies bei Mutisieen, zu denen Barnadesia meist gestellt wird, vielfach der Fall ist. Es wird unten zu erörtern sein, daß man die Entstehung dieser Blumenkronenform verschieden ableiten kann: entweder unmittelbar aus den radiären Blumenkronen, wie sie z. B. die „Röhrenblüten" der tubulifloren Kompositen noch aufweisen, oder auf dem Umweg über die Zungenblüten mit 5zipfeliger Blumenkrone, wie sie für die Ligulifloren kennzeichnend ist.

In dem ausgebreiteten Teil der Blumenkrone der Randblüten verlaufen fünf Leitbündel, je zwei am Rande, drei als Kommissuralnerven.

Diese gabeln sich, je ein Teilnerv tritt in einen der vier Randzipfel ein. Da in die seitlichen Zipfel je einer der beiden Randnerven eintritt, erhält also jeder Zipfel zwei Nerven.

Auch in den fadenförmigen fünften, freien Teil der Blumenkrone verlaufen zwei dünne Nerven. Merkwürdig ist, daß diese Zipfel an ihrem Ende eine größere Anzahl von Spaltöffnungen (mit durch dichten Inhalt ausgezeichneten Schließzellen) aufweisen. Eine Ausscheidung aus diesen Spaltöffnungen konnte nicht wahrgenommen werden, sie sind also wohl als gewöhnliche „Luftspalten" zu betrachten. Auch die Randzipfel der Blumenkrone besitzen auf ihrer Oberseite Spaltöffnungen, nur in erheblich geringerer Zahl. Die freien Zipfel stimmen also auch in ihrem gröberen anatomischen Bau mit den vier anderen überein.

Man kann sie also — auch ohne entwicklungsgeschichtlichen Nachweis — wohl unbedenklich als aus dem fünften Blatt der Blumenkrone hervorgegangen betrachten. Das sei nur deshalb erwähnt, weil mir eine Zeitlang auch die Möglichkeit gegeben schien, diese sonderbaren Gebilde als Neubildungen (Auswüchse) auf der Blumenkrone zu betrachten, zumal die Einfügung eine etwas eigenartige ist, und dorsiventrale Blüten nach 1 : 4 bei den Kompositen, wie unten zu erwähnen sein wird, überhaupt etwas rätselhaft sind.

Die in der Involukralröhre verborgenen Honigblüten weichen von den Randblüten ab in der Größe und Gestaltung der Blumenkrone, in dem Verhalten der Antherenröhre und in der Ausbildung des Pappus. Dazu kommt dann als biologisch besonders wichtig die reichliche Hervorbringung von Nektar, von welchem in den Randblüten nichts zu bemerken ist.

Die Blumenkrone besitzt eine Gesamtlänge von 2 cm. Da der röhrenförmige Teil nur 4 mm lang ist, gegenüber 2,5 mm bei den Randblüten, so ergibt sich die Lage der Honigblüten von selbst. Sie bringen so viel Nektar hervor, daß dieser auch den nicht ausgebreiteten unteren Teil der Blumenkrone erfüllt. Die Honigblüten unterscheiden sich von den Randblüten nicht nur durch die verschiedene Länge, sondern auch dadurch, daß die Blumenkrone normal fünfzipfelig ist, also nicht den einen fadenförmigen Teil der Randblüten zeigt, daß der Pappus aus dickeren, nicht behaarten Strahlen besteht und daß die Staubblattröhre zwar anscheinend gut entwickelten Pollen enthält, dieser aber, soweit meine Beobachtungen reichen, nicht durch den auch hier die Staubblattröhre durchwachsenden Griffel freigelegt wird (Fig. 3).

Die Ausbildung der Blumenkrone der Honigblüten ist indes keine überall gleichartige. Zweimal traf ich solche an, die in der Gestaltung

der Blumenkrone mit den Randblüten übereinstimmten, d. h. also eine vierzipfelige Fläche und einen fadenförmigen fünften freien Teil aufwiesen.

Für die Frage nach dem Verhältnis zwischen Randblüten und Honigblüten ist es von Bedeutung, daß die Verschiedenheit in der Ausbildung ihrer Blumenkronen keine ganz durchgreifende ist.

Es ist doch wohl anzunehmen, daß die verschiedenen Blütenformen eines Köpfchens (Randblüten und Honigblüten) aus ursprünglicher Gleichartigkeit hervorgegangen sind, und daß die Honigblüten erst einen späteren Erwerb darstellen. Aber welche Gestalt der Blumenkrone ist die ursprünglichere?

Die Entstehung der Zweilippigkeit der Blumenkrone nach 1:4 ist deshalb nicht ohne weiteres klar, weil bei den Kompositen[1]) zwei Blumenblätter nach hinten, drei nach vorne stehen. Eine Zweilippigkeit 2:3 oder 0:5 ist also — weil in der Symmetrieebene liegend — leicht verständlich, 1:4 dagegen würde eine zu dem (bei den Kompositen bekanntlich häufig verkümmerndes Deckblatt) schräge Dorsiventralität ergeben. Das ist natürlich möglich, aber immerhin scheint die Annahme, daß er sich dabei um eine von der Zungenform (0:5) abgeleitete Ausbildung der Blumenkrone handle, auch nicht unberechtigt. Es würde sich dann bei den Randblüten eigentlich auch um Zungenblüten handeln, bei denen nur ein Zipfel von dem übrigen Teil abgespalten ist, nicht um eine schräg dorsiventrale zweilippige Blumenkrone.

Fig. 3. Honigblüte von Barnadesia mit einseitig ausgebreiteter Blumenkrone, die fünfzipfelig ist. Derbe Pappusstrahlen, von denen zwei, infolge von Austrocknung, nach außen gebogen sind.

Was der Ausdruck „abspalten" betrifft, so ist er natürlich nur bildlich gemeint. Es handelt sich auch bei der Entstehung der zungenförmigen Blumenkrone (0:5) bekanntlich nicht um eine Spaltung einer röhrenförmigen, sondern um ein Zurückbleiben des Wachstums der Blumenkrone zwischen zwei ihrer Zipfel. Dieses Zurückbleiben würde sich auch

1) Vgl. Eichler, Blütendiagramme I, p. 286.

auf die andere Seite eines Zipfels erstrecken, und dieser dadurch vereinzelt weiter wachsen.

Die Annahme, daß die Blumenkrone aller Blüten eines Köpfchens ursprünglich gleich ausgebildet war, würde auch stimmen zu den Angaben von Weddell[1]). Von den drei inneren Blüten (deren Bedeutung als Honigblüten in dem von Weddell untersuchten trockenen Material nicht erkennbar war) wird gesagt, „ayant quatre divisions à peu près égales, et une cinquième beaucoup plus longue", was auf Pl. I, Fig. 8, 9 und 10 auch abgebildet wird. Ich habe solchen abgetrennten Zipfel, wie erwähnt, bei R. polyacantha nur gelegentlich angetroffen. Alle anderen untersuchten Honigblüten hatten eine gleichmäßig mit 5 Zipfeln versehene einseitig „aufgeschlitzte" Blumenkrone. Es scheint mir nicht wahrscheinlich, daß es sich um eine andere Art, als die von mir untersuchte, handelt.

Soweit man derzeit urteilen kann, möchte ich also annehmen, daß beide Blütenformen von Barnadesia sich von Zungenblüten ableiten, bei denen ein Zipfel „abgespalten" wurde, daß diese Abspaltung bei der von mir untersuchten Form gewöhnlich unterbleibt und nur ausnahmsweise noch auftritt. Die Honigblüten können demnach, was die Ausbildung der Blumenkrone und des Androcöums anbetrifft, gegenüber den Randblüten ebenso wie bei Petasites als Hemmungsbildungen aufgefaßt werden, was ja auch in der geringen Länge des röhrenförmigen Teiles der Blumenkrone sich ausspricht. Ob diese Hemmung in Beziehung steht zu der Förderung in der Ausbildung des Nektariums, ist zunächst nicht zu entscheiden.

Es gelang bis jetzt nicht, aus den Honigblüten Früchte zu erhalten. Es muß also dahingestellt bleiben, ob sie steril sind oder doch zur Fruchtbildung gelangen können. Die Verschiedenheit in der Ausbildung der Pappus weist vielleicht darauf hin, daß Barnadesia (wenigstens ursprünglich) zu den ja ziemlich häufigen heterokarpen Kompositen gehörte. Hier würden die äußeren Blüten, die Randblüten, zahlreiche dünne Pappusstrahlen für Windverbreitung hervorgebracht haben, die inneren weniger zahlreiche derbere Pappusstrahlen (die sich beim Austrocknen nach außen krümmen) und so vielleicht eine Klettvorrichtung darstellten.

Bei einem Blütenkopf von Barnadesia wurde Selbstbestäubung vorgenommen. Es ergab sich, daß einige Randblüten Samen ansetzten und auch der aus etwa 20 Strahlen bestehende Pappus sich weiter

1) H. A. Weddell, Chloris andina t. I (1855), p. 14.

entwickelte. Merkwürdigerweise löste sich aber der Pappus der Blüten schon innerhalb der Hochblatthülle von der Frucht ab, so daß er — wenn dieser Vorgang normal ist — für die Fruchtverbreitung nicht in Betracht kommt. Die Honigblüten zeigen keine Weiterentwicklung des Pappus, es gingen aus ihnen stark gelblich behaarte taube Früchte hervor.

Die Barnadesia-Inflorenszenzen sind auch dadurch ausgezeichnet, daß sie lange brauchen, bis sie sich entfalten und dann wieder lange bis sie abgeblüht sind und die Samenreife eintritt. Es dauerte etwa 2 Monate, bis aus der Infloreszenzknospe sich die Randblüten herausschoben. Es ist möglich, daß diese langsame Entwicklung mit den Standortsverhältnissen im Zusammenhange steht, da in der bedeutenden Höhe von über 3000 m wohl die Bedingungen für das Wachstum nur mit größeren Unterbrechungen gegeben sein werden.

Die Infloreszenzknospen sind anfangs eiförmig. Sehr langsam wachsen sie dann heran und werden zylindrisch.

Wenn sie sich entfalten sind sie schräg nach unten gerichtet. Es schlagen sich die zungenförmigen Teile der Randblütenkronen zurück. Die Staubblattzylinder stehen annähernd rechtwinklig zu den ausgebreiteten Blumenkronen und man sieht, wie Delpino[1]) beschrieben hat, an der Spitze Pollen heraustreten, dieser wird von einem Insektenrüssel oder Vogelschnabel, der den im Innern des Blütenkopfes verborgenen Nektar sucht, übertragen werden.

Zwischen den Staubblatt-Griffelzylindern und teilweise aus ihnen nach außen hervorragend befinden sich die fadenförmigen Zipfel der Randblüten-Blumenkronen, von einer „Schaueinrichtung“ wird man bei ihnen wohl kaum sprechen können.

Die nach Delpino, welcher die Heteranthie von Barnadesia und ihren Zusammenhang mit den Bestäubungsverhältnissen richtig erkannt hat, in den Handbüchern gegebenen Schilderungen von Barnadesia lassen einiges zu wünschen übrig.

In Knuths „Handbuch der Blütenbiologie“ III, 2, S. 236 heißt es z. B.: „die Röhren der Zwitterblüten sind so lang und eng, daß sie die Einführung eines Insektenrüssels unmöglich machen, auch enthalten sie keinen Honig. Letzterer wird von den zu Honiggefäßen umgewandelten Scheibenblüten im Grunde der Blütenköpfchen abgesondert“. Von Honiggefäßen kann man aber doch nicht wohl reden, und auch die Honigblüten sind Zwitterblüten.

1) D. Delpino, Apparechio florale Staurogamico nella Barnadesia rosea (Malpighia IV 1890, p. 25—30).

In Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien[1]) wird für Barnadesia rosea eine Abbildung der zwei Blütenformen gegeben. Ich möchte aber vermuten, daß Fig. 61 N nicht eine „Randblüte", sondern nach der Gestalt der Blumenkrone eine „Scheibenblüte" darstellt. Die Gattung wird dort zu den Mutisiaceen gestellt. Nach Wodehouse[2]) zeigt sie mehr Beziehungen zu den Vernoniaceen.

Hier handelt es sich wesentlich nur um die Frage nach den Beziehungen zwischen den beiden Blütenformen.

Honigblüten finden sich bei den Kompositen z. B. bei Petasites[3]). Sie stellen dort der Hauptsache nach deutlich Hemmungsbildungen dar. Die Blumenkrone ist kleiner als die der Zwitterblüten, die Staubblätter sind taub, und es findet kein Samenansatz statt, während die Nektarien stark entwickelt sind.

Bei Barnadesia liegen die Verhältnisse weniger einfach und klar, doch wurde oben versucht, nachzuweisen, daß sie der Hauptsache nach mit denen von Petasites übereinstimmen.

2. Schließlich sei noch die Dornbildung der Pflanze besprochen, deren auffälliges Hervortreten ja schon in den Artnamen zur Geltung kommt. Sie ist bei den verschiedenen Trieben verschieden stark: bald steht an der Basis eines Laubblattes rechts und links nur ein Dorn, bald statt eines ein Dutzend oder mehr von verschiedener Länge. Die größte betrug 1,5 cm, es ist aber anzunehmen, daß in der Heimat und bei älteren Pflanzen diese Länge erheblich überschritten wird. Die Entwicklungsgeschichte zeigte, daß die Dornen auf einem Querwulst in der Blattachsel auftreten, so daß zuerst je rechts und links einer auftritt, die anderen in wenig regelmäßiger Reihenfolge. Zuletzt tritt in der Mediane des Stützblattes einer Laubblattknospe (Fig. 4) auf, deren erste beide Blätter transversal stehen. Die Dornen sind durch einen Sklerenchymmantel sehr hart, innen befindet sich verholztes Parenchym, das von einem dünnen Leitbündel durchzogen ist. Ich möchte die Dornen für umgebildete Blätter halten, den achselständigen Querwulst also für den Vegetationspunkt eines Seitensprosses, bei welchem die Anordnung von der bei Blättern üblichen einigermaßen abweicht. Auch die Stellung der beiden ersten Blätter der Achselknospen spricht nicht

1) Teil IV, 5, p. 99.

2) Wodehouse, Pollen grains in the identification and classification of plants II Barnadesia (Bull. of the Torrey bot. Club 1928).

3) Vgl. z. B. die Abbildung in Organographie, 3. Aufl,. Fig. 209 p. 198.

gegen diese Annahme. Die Eigentümlichkeiten der Anordnung erklären sich erst aus der langgezogenen Gestalt des axillären Vegetationspunktes. Übrigens finden sich auch bei den Dornblättern der Kakteen Abweichungen von den gewöhnlichen Blattstellungsverhältnissen. Übergänge zwischen Dornen und Blättern habe ich bis jetzt nicht beobachtet. Aber da auch die gewöhnlichen Laubblätter mit einer dornartigen Spitze endigen, so hat die Annahme, daß auch die ganze Blattanlage zu einem Dorn sich umbilden kann, nichts Überraschendes.

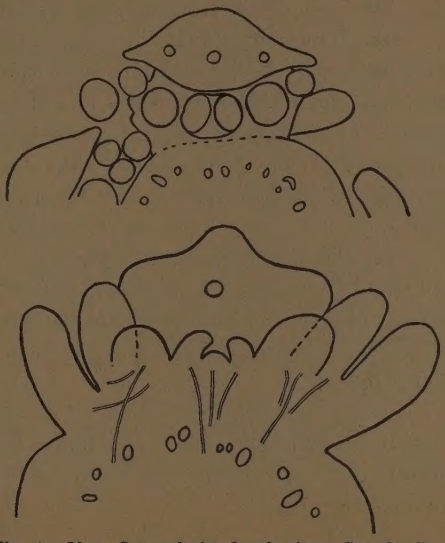


Fig. 4. Oben Querschnitt durch einen Sproß. Ganz oben ein Laubblatt im Querschnitt, das eine Achselknospe hervorgebracht hat, die seitlich je drei Dornen, in der Mitte zwei Laubblattanlagen aufweist. Unten Querschnitt, welcher die Achselknospe annähernd längs getroffen hat.

Die Dornenbildung begann an den hier gezogenen Keimpflanzen früh. Es traten in der Achsel der ersten Blätter Kurztriebe auf, die nur Dornen hervorbrachten. Offenbar erfuhr der Vegetationspunkt des Achselsprosses eine Hemmung.

Zusammenfassung.

1. Die Eigentümlichkeiten der Blütenköpfe von Barnadesia kommen zustande

a) dadurch, daß das Involukrum als Röhre ausgebildet ist, das aus einer Anzahl verschieden langer, steifer Blätter besteht;

b) dadurch, daß die 13 Randblüten einen der Länge der Involukralröhre entsprechend langen röhrenförmigen Teil besitzen.

c) durch eine Arbeitsteilung der Blüten: im Innern der Involukralröhre sitzen drei „Honigblüten", die einen ganz kurzen röhrenförmigen Teil haben und sich auch in der Gestalt ihrer Blumenkronen von den Randblüten unterscheiden. Sie sind zwar zwitterig angelegt, und besitzen auch Pollen (wenngleich weniger als die Randblüten), aber es

wurde bis jetzt weder Pollenentleerung noch Fruchtansatz an den Honigblüten beobachtet.

Der Pappus ist von dem der Randblüten verschieden.

Da Übergangsformen in der Gestalt der Blumenkrone zwischen Randblüten und Scheibenblüten beobachtet wurden, so wird angenommen, daß die fünfzipfelige flach ausgebreitete Blumenkrone der Honigblüten für Barnadesia die ursprünglichere Gestaltung darstellt, die „Abspaltung" des feinen Zipfels bei den Randblüten eine später aufgetretene Eigentümlichkeit. Die Blumenkronen der Honigblüten würde dann ebenso wie bei Petasites Hemmungsbildungen darstellen.

2. Die Bestäubung erfolgt, wie aus dem ganzen Aufbau der Blütenköpfe hervorgeht, entweder durch langrüsselige Insekten, oder durch Kolibris (Kolibris gehen in den Anden in bedeutende Höhen. In der Cordillere von Merida konnte ich aber 1890 auf den Paramos keine wahrnehmen).

Künstliche Selbstbestäubung war wirksam.

3. Die Dornen sind umgebildete Blätter. Es können Kurztriebe auftreten, die nur Dornen hervorbringen, ähnlich wie das bei manchen Kakteen der Fall ist.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena

Die Nährstoffaufnahme der Pflanze

Von

Dr. **Henrik Lundegårdh**
Professor in Stockholm

Mit 79 Abbildungen im Text und 5 Tafeln

VIII, 374 S. gr. 8° 1932 Rmk 20.—, geb. 22.—

Inhalt: I. **Einleitung.** / II. **Methoden für die Untersuchung der Nahrungsaufnahme der Pflanze und des Nährstoffgehaltes des Bodens und des Wassers.** 1. Methoden der Wasser- und Gefäßkulturen. 2. Die Photothermostaten und andere Vorrichtungen für die Aufstellung der Wasserkulturen. 3. Gefäßkulturen. Vorbereitungen zur chemischen Analyse. 4. Chemische Analysenmethoden. 5. Registrierung des Wachstums von Keimlingen. 6. Die Bestimmung der Kohlensäureaufnahme der Blätter. / III. **Permeabilität und Stoffaufnahme.** Ionenantagonismus. / IV. **Die Salzaufnahme der jungen Pflanze.** 1. Die Kaliumaufnahme des jungen Weizens. 2. Die Aufnahme und Abgabe von Ionen durch die Wurzel. 3. Die gegenseitige Wirkung der Ionen bei der Aufnahme. 4. Schlußfolgerungen auf die Aufnahmemechanik. / V. **Salzaufnahme und Wachstum in späteren Entwicklungsstadien und die Verteilung der Kationen in der Pflanze.** 1. Allgemeiner Typus der Trockengewichtszunahme bei steigenden Mengen Kalium, Nitrat und Phosphat in dem Substrat. 2. Die Quotienten K : Ca und Mg : Ca. 3. Die Aschenbestandteile in Samen und Wurzeln. 4. Die Serien aus dem Jahre 1929 auf Quarzsand mit und ohne Kalk- oder Humuszusatz und mit Variation von verschiedenen Nährsalzionen. / VI. **Die Bedeutung von Kolloiden in dem Nährsubstrat für die Salzaufnahme und das Wachstum.** VII. **Die Salzaufnahme als kolloidchemischer Vorgang.** 1. Allgemeine Eigenschaften kolloidaler Trennungsschichten. 2. Ladung, Größe und Hydratation der Ionen und ihre Bedeutung für die Membrandurchlässigkeit. 3. Adsorption und Quellung. 4. Bodenkolloide in Analogie mit Protoplasmakolloiden. 5. Die Bedeutung balancierter Lösungen. 6. Die energetische Seite der Salzaufnahme. 7. Ionenpermeabilität und Ionenaustausch. 8. Schlußbetrachtungen und Zusammenfassendes. / VIII. **Die Dörrfleckenkrankheit und ähnliche nichtparasitäre Krankheiten des Hafers,** ihre Ursachen und die Mittel zu ihrer Bekämpfung. 1. Die Kalimangelkrankheit. 2. Die Dörrfleckenkrankheit, ihre Verbreitung und Ursachen. / IX. **Die Giftwirkung der Ionen.** / X. **Mineralstoffernährung und Kohlensäureassimilation.** / XI. **Die Aufnahme der Kohlensäure und die Wirkung verschiedener Kohlensäurekonzentrationen.** / Anhang. Autoren- und Sachregister.

Der Verfasser bringt hier den Nachweis für die Anwendbarkeit der spektralanalythischen Methoden auf die Probleme der Nährstoffaufnahme und verwandte Fragen und beabsichtigt damit, das in den letzten Jahren erfreulicherweise im starken Aufschwung begriffene Interesse für exakte experimental-ökologische Forschung auch für das nähere Studium der bis jetzt nicht so ausgedehnt bearbeiteten edaphischen Wachstumsfaktoren zu fördern. Die Methoden sind im Laufe der Jahre in seinem Laboratorium entstanden und vielseitig erprobt worden (u. a. wurden etwa 30000 quantitative chemische Bestimmungen ausgeführt); sie werden hier zusammenhängend geschildert unter besonderer Berücksichtigung der quantitativen Spektralanalyse. Ferner wird neben der Vorführung der eigenen Ergebnisse eine Übersicht der Literatur über die grundlegenden physiologischen Fragen bezüglich der Stoffaufnahme gegeben und die grundlegenden kolloidchemischen Tatsachen und ihre Anwendung auf das vorgebrachte Tatsachenmaterial behandelt. Durch Berücksichtigung von eigenen und fremden Arbeiten über die Giftwirkung der Kationen und über die Kohlensäureaufnahme in Verbindung mit Assimilationsuntersuchungen hat der Verf. versucht, ein Bild von den Vorgängen der Stoffaufnahme zu entwerfen. Anknüpfungspunkte mit der landwirtschaftlichen Praxis bieten die im 8. Kapitel geschilderten Untersuchungen über „Mangelkrankheiten" der Kulturpflanzen, namentlich über die Dörrfleckenkrankheit, die als Störung der normalen Kationenaufnahme aufgefaßt wird.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschien:

Der Geotropismus der Pflanzen

von

Dr. Felix Rawitscher
Professor der Botanik in Freiburg i. Br.

Mit 257 Abbildungen im Text

VIII, 420 S. gr. 8° 1932 Rmk 21.—, geb. 22.50

Inhalt: 1. Die Schwerkraft als Reiz. Die wichtigsten, durch die Schwerkraft hervorgerufenen Reaktionen. / **I. Die orthogeotropische Reaktion und ihre Gesetzmäßigkeiten.** 2. Die einfache orthogeotropische Reaktion. 3. Das Reizmengengesetz. 4. Die Wirkungskurve. 5. Tonische Einflüsse. / **II. Der Plagiogeotropismus.** 6. Diageotropismus. 7. Der Plagiogeotropismus im engeren Sinne (Klinogeotropismus). 8. Epinastie und Hyponastie. 9./10. Epi- und Hyponastie im Zusammenwirken mit Geotropismus: a) Mehr oder weniger stabile Dorsiventralität. b) Zweige mit leicht veränderlicher Dorsiventralität. 11. Organe mit fraglicher Dorsiventralität. 12. Rückblick auf den Plagiogeotropismus. / **III. Die Geotorsion.** 13. Zur Theorie der Torsionen. 14. Die Geotorsionen. Einzelfälle. / **IV. Geomorphotische Erscheinungen.** 15. Geopolarität und Geodorsiventralität. / **V. Sonderfälle im geotropischen Verhalten.** 16. Umänderungen im geotropischen Verhalten. 17. Kreis- und Windebewegungen der Kletterpflanzen. / **VI. Die Analyse der geotropischen Reizkette.** 18. Die Reizaufnahme. 19. Die Endreaktionen. 20. Die Zwischenglieder der geotropischen Reizkette. / Rückschauende Betrachtungen. Literatur, Autoren- u. Sachregister.

Dieses Buch ist der Forschung gewidmet. Der Verfasser war daher bemüht, in jeder Position das Problematische herauszustellen und auf die Lücken in unseren Kenntnissen und Anschauungen hinzuweisen.

Der Geotropismus der Pflanzen ist nur ein Ausschnitt aus der pflanzlichen Bewegungsphysiologie. Den Mittelpunkt der vorliegenden Untersuchungen bilden die geotropischen Krümmungsreaktionen, zu denen die Drehungsbewegungen hinzugerechnet werden müssen. Daneben hat der Verfasser auch die geotonischen und geomorphotischen Erscheinungen, als für das Verständnis wesentlich, einer genaueren Betrachtung unterzogen.

„ Neben Erscheinungen, die sich einer sehr regen Bearbeitung und Erörterung erfreuen, gibt es auf dem Gebiet des Geotropismus Fragen, deren Erforschung und Diskussion sehr vernachlässigt worden ist und zum Teil ganz brach liegt. So mußte der Verfasser an manchen Stellen fast völliges Neuland betreten, unter anderen bei der Diskussion der Beziehungen zwischen Reizmengengesetz, Talbotschem und Weber-Fechnerschem Gesetz, bei Erörterung der diageotropischen Reaktionen und vor allem bei der Theorie der Torsionen.

Diesem Heft ist ein Prospekt beigefügt vom Verlag **Gustav Fischer** in **Jena**, betr.: **„Botanisch-technische Literatur"**.